1933/34

SYMBOLAE BOTANICAE UPSALIENSES VIII:1
ARBETEN FRÅN BOTANISKA INSTITUTIONERNA I UPPSALA
UTGIVNA AV PROF. E. MELIN OCH PROF. J. A. NANNFELDT

PHYSIOLOGISCHE UND ÖKOLOGISCHE STUDIEN ÜBER DIE PFLANZLICHE PHOTOMORPHOSE

VON

BÖRJE ÅBERG

WITH AN ENGLISH SUMMARY

UPPSALA
A.-B. LUNDEQUISTSKA BOKHANDELN
(I DISTRIBUTION)

SYMBOLAE BOTANICAE UPSALIENSES

Under denna titel utgivas originalarbeten från Uppsala Universitets institutioner för fysiologisk och för systematisk botanik. Avhandlingarna publiceras utan jämna tidsintervall och utdelas till bibliotek, lärda sällskap, vetenskapliga institutioner, botaniska museer och trädgårdar i utbyte mot botaniska publikationer. De äro även till salu i bokhandeln *(A.-B. Lundequistska Bokhandeln, Uppsala)* för å varje avhandling utsatt pris.

Korrespondens och publikationer böra adresseras till *Professor E. Melin,* Institutionen för fysiologisk botanik, Uppsala.

Die in unregelmässigen Intervallen veröffentlichten *Symbolae Botanicae Upsalienses* enthalten Originalarbeiten aus den Instituten für physiologische und für systematische Botanik der Universität Uppsala. Sie werden Bibliotheken, gelehrten Gesellschaften, Instituten, botanischen Museen und Gärten im Austausch gegen botanische Publikationen zugesandt. Sie sind auch im Buchhandel *(A.-B. Lundequistska Bokhandeln, Uppsala, Schweden,* zu den auf jeder Abhandlung angegebenen Preisen erhältlich.

Korrespondenzen und Publikationen erbitten wir uns unter folgender Adresse: *Professor Dr. E. Melin,* Institut für physiologische Botanik der Universität, Uppsala, Schweden.

The *Symbolae Botanicae Upsalienses,* published at irregular intervals, include original memoirs from the Institutes of Physiological and Systematic Botany of the University of Uppsala. They are mailed to libraries, learned societies, botanical institutes, museums and gardens in exchange for botanical publications. They are also sold *(A.-B. Lundequistska Bokhandeln, Uppsala, Sweden)* at prices quoted on every paper.

Correspondence and publications should be addressed as follows: *Professor Dr. E. Melin,* Institute of Physiological Botany of the University, Uppsala, Sweden.

Les *Symbolae Botanicae Upsalienses,* publiées à intervalles irréguliers, comprennent des mémoires des Instituts de Botanique Physiologique et de Systématique de l'Université d'Uppsala. Elles sont distribuées aux bibliothèques, sociétés savantes, instituts, musées et jardins botaniques en échange de publications botaniques. Elles sont aussi en vente *(A.-B. Lundequistska Bokhandeln, Uppsala, Suède)* aux prix indiqués sur chaque mémoire.

La correspondance et les envois de publications doivent être adressés comme suit: *Professor Dr. E. Melin,* Institut de Botanique Physiologique de l'Université, Uppsala, Suède.

PHYSIOLOGISCHE UND ÖKOLOGISCHE STUDIEN ÜBER DIE PFLANZLICHE PHOTOMORPHOSE

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE MIT GENEHMIGUNG DER MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN SEKTION DER WEITBERÜHMTEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT ZU UPPSALA ZUR ÖFFENTLICHEN BEURTEILUNG VORGELEGT

VON

BÖRJE ÅBERG
FIL. LIC., VÄRML.

DIE VERTEIDIGUNG WIRD AM 13. NOVEMBER 1943 UM 10 UHR VORMITTAGS IM BOTANISCHEN HÖRSAALE STATTFINDEN

UPPSALA 1943
ALMQVIST & WIKSELLS BOKTRYCKERI A.-B.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548006_0008

SYMBOLAE BOTANICAE UPSALIENSES VIII: 1
ARBETEN FRÅN BOTANISKA INSTITUTIONERNA I UPPSALA
UTGIVNA AV PROF. E. MELIN OCH PROF. J. A. NANNFELDT

PHYSIOLOGISCHE UND ÖKOLOGISCHE STUDIEN ÜBER DIE PFLANZLICHE PHOTOMORPHOSE

VON

BÖRJE ÅBERG

WITH AN ENGLISH SUMMARY

UPPSALA
A.-B. LUNDEQUISTSKA BOKHANDELN
(I DISTRIBUTION)

R. UNIV
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

UPPSALA 1943
ALMQVIST & WIKSELLS BOKTRYCKERI A.-B.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Vorwort 5

TEIL I.

Physiologische Studien.

I. Einleitung 7
II. Übersicht über die photomorphotischen Phänomene 10
III. Der reizphysiologische, der teleologische und der kausal-analytische Standpunkt 23
IV. Die Wirkung des Lichtfaktors vom quantitativen Gesichtspunkt 25
A. Intensität und Dauer 25
Experiment I 29
» II 33
» III 33
B. Die Periodizität 37
C. Die Qualität 38
Experiment IV 40
» V 45
» VI 53
V. Die photomorphotischen Reaktionsmechanismen 62
A. Korrelative Momente in der Photomorphose. Fortleitbare und lokale Lichtwirkungen 63
B. Von den Auxinen vermittelte Lichtwirkungen 67
C. Der trophische Reaktionsmechanismus 73
D. Der Wasserfaktor 79
E. Das Zusammenwirken der Licht- und Temperaturfaktoren 81
Experiment VII 81
F. Die Bedeutung der grossen Periode 87
VI. Rückblick auf den physiologischen Teil 90

TEIL II.

Ökologische Studien.

VII. Einleitung 93
VIII. Das Lichtklima 94
IX. Die Morphologie natürlicher Populationen von *Lobelia* und *Isoëtes* 101
X. Die zeitliche Variation der Milieufaktoren und ihre Widerspiegelung in der Morphologie der Blattserien unter natürlichen Verhältnissen 123
XI. Umpflanzungsversuche 135
XII. Rückblick auf den ökologischen Teil 168

Summary 171
Literaturverzeichnis 176

Vorwort.

In den Sommern 1930 und 1931 war ich mit dem Studium der Vegetation in einigen dunkel humusgefärbten, zum grösseren Teil von Hochmooren umgebenen Seen der Aneboda-Gegend beschäftigt. Dabei fiel mir der ganz abweichende Habitus auf, den die submersen Pflanzen hier oft im Vergleich mit den Verhältnissen zeigten, die in klaren und farblosen Seen herrschten. Durch Messungen, die in den Sommern 1932 und 1934 ausgeführt wurden, konnte ich mich auch überzeugen, dass ein regelgebundener Zusammenhang zwischen der Blattform von *Lobelia Dortmanna* einerseits und der Tiefe und Farbe des Wassers andererseits bestand. Eine nähere Klarlegung der Bedingungen dieser Formbildung erforderte teils ein eingehendes Studium der Lichtverhältnisse der Seen und ihrer Milieufaktoren im übrigen, teils umfassende Umpflanzungsversuche. Diesen Aufgaben widmete ich die Sommer 1936—1938.

Ein ökologisches Problem dieser Art musste ferner notwendig zu physiologischen Fragestellungen führen. Die Formbildung ist ein Ausdruck des Lebens der Pflanze, und die Voraussetzung für das Verständnis ihres Verlaufs unter den komplizierten Verhältnissen, welche die Natur in der Regel bietet, ist eine im Laboratorium gewonnene Kenntnis der Wirkungen der einzelnen Umweltfaktoren auf die Lebensprozesse. Hinsichtlich der formativen Einflüsse des Lichtes lag eine reiche Literatur vor, aber keine neueren Versuche, das Material von wachstumsphysiologischen Gesichtspunkten zusammenzustellen und zu bearbeiten. Da ferner meine eigenen experimentellen Ergebnisse in gewissen Beziehungen den herrschenden Vorstellungen widersprachen, wurde eine ziemlich eingehende Prüfung der diesbezüglichen Fragen erforderlich.

Wenn ich nun die Resultate der oben angedeuteten Studien veröffentliche, ist es mir eine angenehme Pflicht, allen denen, die mir bei denselben in der einen oder anderen Weise behilflich waren, meinen Dank auszusprechen. In erster Linie wende ich mich hierbei an den Vorsteher des Instituts für physiologische Botanik in Uppsala, Herrn Prof. Dr. E. Melin, mit herzlichem Dank für die tatkräftige Unterstützung, welche die experimentellen Arbeiten in Aneboda während der Sommer 1936—1938 und die physiologischen Untersuchungen in Uppsala ermöglichte,

sowie für alles, was er mir im übrigen bei meinen botanischen Studien gewesen ist. Ferner danke ich ihm und Herrn Prof. Dr. J. A. Nannfeldt für die Aufnahme meiner Arbeit in die *Symbolae Botanicae Upsalienses*.

Auch meinen übrigen akademischen Lehrern in der Botanik, vor allem den Herren Professoren Dr. N. E. Svedelius, Dr. R. Sernander und Dr. G. E. Du Rietz, sage ich meinen aufrichtigen Dank.

Herrn Prof. Dr. H. Lundegårdh und Herrn Dozenten Dr. H. Burström an der Landwirtschaftlichen Hochschule danke ich für das freundliche Lesen meiner Arbeit im Manuskript und ihre mir dabei erteilten wertvollen Ratschläge.

Die ökologischen Studien fanden am Limnologischen Laboratorium in Aneboda statt. Dankbar gedenke ich des Wohlwollens und des anregenden Interesses, welches der Gründer des Laboratoriums, Herr Prof. Dr. E. Naumann, meinen Untersuchungen entgegengebracht hat. Auch dem jetzigen Vorsteher, Herrn Prof. Dr. T. Gislén, und Herrn Dozenten Dr. S. Thunmark danke ich für freundliches Entgegenkommen.

Herzlichen Dank sage ich ferner allen Kollegen am Institut für physiologische Botanik in Uppsala und am Limnologischen Laboratorium in Aneboda, die mir in vielfacher Weise behilflich waren. Besonders wende ich mich hierbei an Herrn Fil. lic. W. Rodhe, dessen Mitarbeit beim Studium der Umweltfaktoren wesentlich zur Schaffung einer der Grundlagen beigetragen hat, auf denen sich diese Untersuchung aufbaut, und dessen stets gute Kameradschaft auch für die Durchführung meiner speziellen Arbeitsaufgaben von grosser Bedeutung war.

Der erste Teil dieser Arbeit wurde von Frl. Mary Weiss, der zweite von Herrn Dr. Konrad Flex ins Deutsche übertragen. Beiden danke ich für die hierauf verwandte Sorgfalt.

Uppsala, Institut für physiologische Botanik, Oktober 1943.

Börje Åberg.

Teil I.

PHYSIOLOGISCHE STUDIEN.

I. Einleitung.

Wenn wir einen zusammenfassenden Gesichtspunkt bezüglich der ausserordentlich komplizierten Prozesse gewinnen wollen, die sich bei der Entwicklung einer Pflanze aus dem Samen abspielen, müssen wir sie ganz allgemein als das Resultat eines Zusammenspiels von genetischen Faktoren und Wirkungen des Milieus betrachten. In mancher Beziehung kann das Milieu ganz passiv erscheinen, indem es nur die Voraussetzungen für die Aktivität des Organismus bietet: die Formbildung ist dann als eine Automorphose zu betrachten (Pfeffer 1904 *p.* 82). Andererseits spiegelt sich oft die Veränderung eines äusseren Faktors mehr oder weniger deutlich als aitiomorphotische Einschläge im Resultat des Gestaltungsprozesses ab.

Die Wirkung des äusseren Faktors kann dabei in manchen Fällen so durchgreifende Veränderungen mit sich führen, dass eine kausale Verfolgung des ganzen Reaktionsverlaufes bei dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse ausgeschlossen ist. Wir müssen uns damit begnügen, die Milieuwirkung darin zu sehen, dass sie eine automorphotische Tätigkeit auslöst oder reguliert, die hauptsächlich durch die genetischen Faktoren auf eine in wachstumsphysiologischer Hinsicht noch nicht erkannte Weise determiniert wird.

Es erscheint als natürlich, dass diese in weiterer Bedeutung reizphysiologische[1] Betrachtungsweise bei der Behandlung der Einwirkung des

[1] Die energetische Disproportionalität zwischen äusserer Ursache und Effekt wird hierbei nicht als das entscheidende Kriterium für eine Reizwirkung betrachtet. Auslösungsprozesse kommen auch in unorganischen Systemen vor, und es würde daher unmittelbar die Forderung an uns gestellt werden, das Kennzeichen anzugeben, das die Absonderung und besondere Benennung der organischen Auslösungen motiviert. Dies erscheint ja auch hinsichtlich derjenigen organischen Auslösungen, deren Verlauf vollständig durchschaut werden kann, ziemlich überflüssig, und Herbst (1895 *p.* 721) dürfte auf etwas Wesentliches gestossen sein, als er das unerwartete Moment in den Reizreaktionen als charakteristisch hervorhob. An ihn schliesst sich auch Küster (1925 *p.* 417) an, indem er die Schwierigkeiten hervorhebt, die bei Beurteilung der energetischen Verhältnisse der Wachstums- und Formbildungsprozesse auftreten. Vergleiche auch Haberlandt 1924 *p.* 57.

Milieus auf das embryonale Wachstum zur Anwendung kommen muss. Die Prozesse, welche zur Anlegung der Antheridien und Archegonien auf einem Farnprothallium oder zur Bildung von Blumenknospen auf einer Kurztagpflanze führen, sind dadurch nicht wesentlich leichter zu durchschauen, dass man die erforderliche Lichtstärke kennt oder das Maximum der Tageslänge, welches nicht überschritten werden darf, wenn die Auslösung zustande kommen soll. Und selbst wenn in letzterem Fall gezeigt werden kann, dass dieselbe durch ein Blühhormon erfolgt, ist noch dessen Entstehungsweise und Zusammenspiel mit den Genen, welche die spezifische Gestalt der Blüte bedingen, klarzulegen.

Bis zu einem gewissen Grad anders zeigt sich in mancher Hinsicht die Phase, welche bei den höheren Pflanzen auf die embryonale folgt, nämlich das Streckungswachstum. Wenigstens das Ziel kann hierbei eine konsequent durchgeführte, kausale Analyse sein, wo dem Eingreifen des äusseren Faktors Schritt für Schritt gefolgt wird und wo der aitiomorphotische Einschlag in der ausgebildeten Struktur als das Resultat eines in seinem Mechanismus durchschauten Prozesses dasteht. Jeder Fortschritt hierin muss natürlich als besonders wertvoll angesehen werden. Aber man muss gleichzeitig darauf vorbereitet sein, hinter jedem einfachen Wachstumsmechanismus auf neue Komplikationen zu stossen, welche der unüberblickbaren Vielfalt der organischen Strukturen und Reaktionen Spielraum gewähren. Und trotz der raschen Fortschritte, die die Erforschung der Physiologie des Streckungswachstums innerhalb der letzten Jahrzehnte gemacht hat, kann man keineswegs sagen, dass unsere theoretischen Kenntnisse über diesen Gegenstand jene Vollständigkeit und Festigkeit erlangt haben, die zur Erreichung eines sicheren Überblickes über die Einwirkung der Milieufaktoren erforderlich wäre. In vielen Beziehungen müssen wir uns damit begnügen, die rein formalen Zusammenhänge zu konstatieren, und auch diese sind bei weitem nicht vollständig bekannt.

Unter den äusseren Faktoren, welche die Formbildung der Pflanze beeinflussen, nimmt das Licht unbestreitbar einen hervorragenden Platz ein. Die auffallenden Veränderungen — das Etiolement —, welche bei der Entwicklung der Pflanze in der Dunkelheit auftreten, sind ebenso lange Gegenstand des Interesses gewesen, als eine wissenschaftliche Pflanzenphysiologie existiert. Zuerst war die bleiche Farbe das Hauptthema, aber ziemlich bald zeigte es sich, dass die Chlorophyllbildung und die Formbildung nicht kausal verknüpft sind und demnach getrennt behandelt werden müssen. Der Ausdruck Etiolement (bezüglich der Herleitung siehe Noll 1902) hat deshalb einen rein morphologischen Inhalt bekommen, und der Gebrauch von „etioliert“ in der Bedeutung „chlorophyllfrei“, der noch hie und da in der modernen Literatur vorkommt, ist zu vermei-

den. Ferner ist der Begriff insofern erweitert worden, dass er auch die bei geringen Lichtstärken vor sich gehende Formbildung umfasst: „Dementsprechend sind unter Etiolement jene Abweichungen der Gestalt und inneren Ausbildung der Pflanzen zu verstehen, welche sich unterhalb des Minimums des Lichtgenusses vollziehen" (Wiesner 1907 *p.* 259). Vergleiche auch das „étiolement vert" von Bonnier (1895). Auch nach dieser Erweiterung umfasst jedoch das Etiolement nur einen Teil der photomorphotischen Phänomene, als welche wir hier alle mit der Variation des Lichtfaktors verbundenen morphologischen Veränderungen bezeichnen wollen, unabhängig von der Art, auf welche sie ausgelöst oder verursacht werden (vgl. Pfeffer 1904 *p.* 82). Sie kommen durch mehr oder weniger direkte Lichtwirkungen auf den Wachstumsprozess zustande, aber auch indirekt durch Einwirkungen auf Assimilation, Transpiration, Salzaufnahme etc. Diese Definition, welche die einzig mögliche sein dürfte, solange wir keinen vollständigen Einblick in den in Frage stehenden Problemkomplex gewonnen haben, bringt es begreiflicherweise mit sich, dass die Grenze zwischen der Photomorphose und den übrigen Aitiomorphosen ziemlich diffus wird, und dass deshalb ein möglichst allseitiger Überblick bei der Behandlung der hierher gehörenden Fragen erstrebt werden muss.

Bei einer organographischen Betrachtung der Formbildung der Pflanzen kann es vielleicht unzweckmässig erscheinen, Phänomene zusammenzubringen, die nicht immer spezifische Lichtwirkungen sind (Goebel 1928 *p.* 539). Die obige Abgrenzung dürfte jedoch volle Berechtigung haben, wenn der Hauptzweck physiologisch ist, denn die Kenntnis der induzierten „inneren Bedingungen" und des Zusammenspiels der verschiedenen Faktoren ist noch allzu fragmentarisch, um die Grundlage einer Einteilung bilden zu können; und wenn das gleiche Resultat auf verschiedenen Wegen erreicht werden kann, so sind eben diese Wege der Gegenstand des physiologischen Interesses.

Zum Schluss mag erwähnt werden, dass der Ausdruck „Photomorphose" zuerst von Sachs (1894 *p.* 231) eingeführt wurde, um „solche Gestaltungsprozesse . . . welche durch den Einfluss des Lichts auf Neubildung und embryonale Gestaltung von Pflanzenorganen hervorgerufen werden" zu bezeichnen, und dass er hierbei sowohl für ontogenetische als phylogenetische Prozesse angewendet wird. Auch Oltmanns (1923 *p.* 391) wendet den Terminus zur Bezeichnung derjenigen Züge im Bau der Pflanzen an, die als erbliche Anpassungen zur Ausnützung des Lichtes gedeutet werden können. Hier beschränken wir uns jedoch ganz auf die ontogenetische Entwicklung und gebrauchen demnach in dieser Beziehung den Ausdruck Photomorphose auf gleiche Weise wie Herbst (1895 *p.* 725), Pfeffer (1904 *p.* 98) u. a. m.

II. Übersicht über die photomorphotischen Phänomene.

Bevor wir zur näheren Behandlung gewisser, hauptsächlich mit dem Streckungswachstum der Organe zusammenhängender photomorphotischer Prozesse übergehen, scheint es am Platze zu sein, eine kurzgefasste Übersicht über bekannte Lichtmodifikationen innerhalb verschiedener Teile des Pflanzenreiches zu geben. Je vielförmiger sie sich zeigen, umso grösseren Anteil an dem Resultat müssen wir der spezifischen Aktivität der Organismen zuschreiben, während Züge, die wir bei ganz verschiedenen Gruppen wiederfinden, möglicherweise Ausdruck für direkter durch den Einfluss des Lichtes bedingte Prozesse sein können. Es kann sich jedoch natürlich in letzterem Falle auch um Analogien handeln, die auf grundverschiedene Weise bedingt werden, oder um allgemein vorhandene Reizreaktionen komplizierter Natur. Die Kenntnis der Vielfalt der Reaktionen macht weiter eine voreilige Generalisation, wie sie in den älteren Theoriebildungen auf diesem Gebiete eine grosse Rolle gespielt hat und auch in der modernen Literatur vorkommt, unmöglich.

Auf Grund des Umfanges des vorhandenen Materials und seiner Schwerübersehbarkeit — Notizen über hierher gehörende Fragen wurden in verschiedenstem Zusammenhang publiziert — kann es sich hier nur um einen Entwurf handeln, in welchem Hinweise auf Spezialdarstellungen so weit als möglich Reichtum an Einzelheiten ersetzen müssen und Vollständigkeit nicht einmal angestrebt werden kann.

Bezüglich der Bakterien war das Hauptinteresse auf die letalen Wirkungen des Lichtes beschränkt; über den Einfluss subletaler Dosen auf das Wachstum ist wenig bekannt (Duggar 1936 b).

Unter den Cyanophyceen, Flagellaten, Diatomeen und niedriger organisierten Chlorophyceen gibt es viele Formen, welche sich im Dunkeln normal entwickeln und wachsen können. Wahrscheinlich gilt dies für die Mehrzahl obligat saprophytischer, farbloser Typen, aber es wurden auch viele chlorophyllführende Formen im Dunkeln beim Darreichen von geeigneten organischen Verbindungen gezüchtet (siehe Richter 1911 *p.* 25—41, Oltmanns 1923 *p.* 191—199). Das Hauptinteresse galt hierbei dem Umfang des Wachstums, und die morphologischen Beobachtungen beziehen sich gewöhnlich auf die oft auffallenden Effekte bei der Variation der Konzentration und Zusammensetzung der Nährlösung. Die Chlorophyllbildung geht bei manchen Formen im Dunkeln fort, während sie bei anderen aufhört, wobei oft eine Reduktion der Chromatophoren stattfindet.

Interessant ist, dass in manchen Fällen das (blaue) Licht für das Wachstum notwendig zu sein scheint, selbst wenn assimilierbare organische Substanz zur Verfügung steht (vgl. OLTMANNS 1923 *p.* 195).

Sporen von *Nostoc punctiforme* geben nach HARDER (1917) in schwachem Licht Keimlinge mit etwas gestreckten zylindrischen Zellen; in stärkerem Licht, bei zuckerhaltigem Substrat jedoch auch im Dunkeln, ist hingegen die Zellenform rundlich. BRUNNTHALER (1909) fand bei *Gloeothece* stärkere Entwicklung der Gallertschichten im Licht, wenn unorganische Nährlösung verwendet wurde. Bei Zusatz von organischer Nahrung ergab sich nicht dieser Unterschied, der also trophisch bedingt sein könnte.

Unter den Flagellaten sind z. B. *Euglena gracilis* (TERNETZ 1912) und *Ceratium hirundinella* (HUBER & NIPKOV 1923 *p.* 168—187) eingehend studiert worden. *Euglena* geht im Dunkeln zu einer gewöhnlich schmäleren, mit kleinen Leukoplasten versehenen, hyalinen Form über; die Teilungsgeschwindigkeit ist gesteigert, und diese Erscheinung parallelisiert TERNETZ mit dem gesteigerten Längenwachstum bei höheren Pflanzen. Beim Keimen von *Ceratium*-Zysten in farbigem Licht (rot, gelb, grün, blau; nicht näher definiert) traten deformierte und in ihrer Grösse reduzierte Formen auf, während die erste Entwicklung im Dunkeln eigentümlicherweise als normal geschildert wird (wie in Tageslicht); später trat doch „Skeletterweichung" ein. — Auf Grund ökologischer Beobachtungen schloss HÉRIBAUD (1894), dass die Schalen von z. B. *Navicula*- und *Synedra*-Arten bei herabgesetzter Lichtintensität länger und schmäler wurden und lichter gestellte Streifen bekamen.

Bei *Oedogonium pluviale* ruft die qualitative und quantitative Variation des Lichtfaktors keine Veränderung der Zellendimensionen hervor; im Dunkeln hört das Wachstum auf (FREUND 1923, 1928). *Scenedesmus acutus* bewahrte bei DANGEARDS (1921) Versuchen seine grüne Farbe während 8-jähriger Kultur im Dunkeln auf Glucose-Pepton-Agar; es traten starke morphologische Veränderungen ein, doch bezogen sich diese hauptsächlich auf die Wirkung des Substrats und nicht auf die des Lichtfaktors.

Bei höher organisierten Chlorophyceen, Phaeophyceen und Rhodophyceen übt das Licht oft einen wesentlichen Einfluss auf die vegetative Gestaltung aus (BERTHOLD 1882; vgl. OLTMANNS 1923 *p.* 68, 72—74, 76, GOEBEL 1928 *p.* 583). Die Polarität der keimenden Sporen und der Verzweigungstypus der Sprosse können vom Licht beeinflusst werden. Rhizoidbildung an den aufrechten Thallomen wird von schwachem, Haarbildung von starkem Licht ausgelöst. Bei abnehmender Lichtintensität nimmt gewöhnlich die Verzweigung ab und die zentralen Sprossteile strecken sich. In vielen Fällen verschwinden bei der Züchtung in schwachem Licht die

aufrechten Thallome gänzlich und es entwickeln sich nur kriechende Teile, Haftscheiben u. dgl. (*Bryopsis*, *Codium*, *Dudresnaya*, *Grateloupia* etc.). Bei *Caulerpa* bilden sich im Dunkeln nur zylindrische, nicht foliäre Prolifikationen (Klemm 1893), und beim *Codium*-Thallom hört die Neubildung von Palisadenschläuchen auf und das feste Gefüge der schon vorhandenen lockert sich durch den Zuwachs der zentralen Fäden, wenn die Pflanze ins Dunkel oder in schwaches Licht gesetzt wird (Tobler 1911). Tobler (1903) hat auch die etiolementartigen Erscheinungen bei den Rhodophyceen untersucht; bei den niedriger organisierten Formen zeigten die Reaktionen im Dunkeln dieselben Züge wie bei Wachstumsstörungen im allgemeinen. — Oft beeinflusst der Lichtfaktor die Bildung von Zoosporen und Geschlechtsorganen; hierbei wird in der Regel die Bildung der ersteren von schwachem Licht oder Dunkel, die der letzteren von starkem Licht begünstigt (Klebs 1896, vgl. Oltmanns 1923 *p.* 151—153).

Die Characeen (vgl. Stahl 1909 *p.* 126—127) reagieren nach Beobachtungen von Schimper, Giesenhagen und Stahl mit starker Internodienstreckung auf Verdunkelung. So schreibt z. B. Schimper (1885 *p.* 159): „Monate lang bei vollständigem Lichtabschluss cultivirte *Chara*- und *Nitella*-Arten lieferten äusserst lange, mit winzigen Blättern versehene Sprosse, die in ihrer Gestalt in hohem Grade das Aussehen etiolirter Pflanzen besassen.“ Eine Angabe von Goebel (1928 *p.* 29), dass *Chara*-Sprosse nicht im Stande seien zu etiolieren, scheint auf einer unrichtigen Darstellung gewisser Äusserungen von Möbius (1895 *p.* 36) bei MacDougal (1903 *p.* 217) gegründet zu sein. Möbius untersuchte die nachträgliche Streckung schon ausgebildeter Internodien und die epinastische Richtungsveränderung der Blätter, die bei der Verdunkelung mancher Wasserpflanzen eintritt. Bezüglich *Chara* führt er keine eigenen Beobachtungen an und zitiert auch keine anderen Angaben, die dem Vorhandensein eines starken Etiolements widersprechen. Starklichtformen mit reduzierter Blattlänge wurden von Vouk & Benzinger (1928) beobachtet. Die Bildung der Geschlechtsorgane ist wahrscheinlich eine Langtagsreaktion (Karling 1925).

Die photomorphotischen Erscheinungen bei den Pilzen waren von altersher Gegenstand grossen Interesses. Sie haben eine bedeutende Rolle in der Diskussion über die Natur des Etiolements gespielt, da eine durch Kohlensäure-Assimilation vermittelte Lichtwirkung hier ausgeschlossen ist. Ein ausführliches Referat älterer Untersuchungen (Fries, Brefeld u. a.) finden wir bei Elfving (1890 *p.* 3—24) und eine ziemlich vollständige Zusammenstellung der Literatur bis 1935 bei Smith (1936). Am auffallendsten sind die Lichtwirkungen bei der Auslösung der Bildung der fruktifikativen Organe und bei deren Gestaltung.

Unter den Myxomyzeten wurde *Polysphondylium* eingehend von Harper (1932) studiert. Bei Dunkelkultur sammeln sich die Myxamöben zu weniger aber grösseren Aggregatplasmodien an als im Licht, und infolgedessen nimmt die Grösse und die Anzahl der Zweige der Sporenbehälter zu. — Typen mit gelb-pigmentierten Fusionsplasmodien scheinen für die Ausbildung von Sporozysten von kurzwelligem Licht abhängig zu sein, während nicht-pigmentierte Typen den ganzen Entwicklungszyklus im Dunkeln vollenden können (Gray 1938).

Der Sporangiophor bei *Pilobolus microsporus* bietet ein wohlbekanntes Beispiel des Etiolements (Gräntz 1898). In starkem Licht kann die Länge des zylindrischen Teiles bis zu 0,5—1 mm herabgesetzt sein, während er im Dunkeln nicht selten eine Länge von 200 mm erreicht, wobei gleichzeitig der Durchmesser auf die Hälfte vermindert und die Sporangienbildung unterdrückt wird. Wenn eine Dunkelkultur (blauem) Licht ausgesetzt wird, verändert sich der Wachstumstypus rasch: der Durchmesser nimmt zu und die Differenzierung der Spitze, welche zur Sporangienbildung führt, bringt es mit sich, dass das Längenwachstum aufhört. Bei den übrigen *Pilobolus*-Arten ist die Verlängerung im Dunkeln mässiger, und es findet Sporangienbildung statt. Bezüglich Lichtwachstumsreaktion und Phototropismus bei *Pilobolus* und *Phycomyces* wird auf Buy & Nuernbergk (1935 *p.* 374—393) verwiesen. *Phycomyces nitens* zeigt nach Vines (1878 b) im Dunkeln nur eine unbedeutende Sporangiophorenverlängerung.

Gut untersuchte Fälle, wo Apothecienbildung durch Licht ausgelöst wird, sind *Pyronema confluens* und *Ascophanus carneus* (siehe Kerl 1937 und Stoll 1936); zumindest was die letztere Art anbelangt, scheint die spektrale Empfindlichkeitskurve sehr schnell gegen Blau zu steigen. Eine schöne Illustration der mit der Lichtstärke wechselnden Form der *Sclerotinia*-Apothecien gibt Björling (1942 *p.* 15). Unter den Hymenomyzeten war die Gattung *Coprinus* Gegenstand mehrerer experimenteller Studien (Brefeld u. a., siehe Borriss 1934); gewisse Arten wachsen im Dunkeln nur vegetativ, andere legen Fruchtkörper an, die einem charakteristischen Etiolement unterzogen werden, und wieder andere bilden reife, von den normalen nur wenig abweichende Fruchtkörper aus. Zu der zweiten Gruppe gehört *Coprinus stercorarius*; diese Pflanze bildet im Dunkeln lange, schmale, bisweilen verzweigte Stiele mit rudimentären Hutanlagen aus; nach genügender Beleuchtung mit kurzwelligem Licht steigert sich der Stieldurchmesser, der Hut wächst, und als Resultat ergibt sich die Ausbildung eines Fruchtkörpers von ziemlich normaler Form, welcher sich von dem alten Stiel scharf abhebt (Gräntz 1898). Die eingehendste Analyse der auslösenden Faktoren liefert Borriss (1934): erhöhte Temperatur, Berührungsreiz und kurzwelliges Licht können die Entwicklung der Frucht-

körperanlagen von *Coprinus lagopus* auslösen. Hierbei sind also „keine spezifischen Reize, sondern nur spezifische Reizerfolge" vorhanden (*l. c.* *p.* 680). — Was die Ausbildung von koralloiden (geweihförmigen) Fruchtkörpern von *Lentinus*-Arten etc. im Dunkeln anbelangt, wird auf Ulbrich (1926 *p.* 27—34) verwiesen.

Bezüglich der Einwirkung des Lichtes auf die Dorsiventralität des Flechtenthallus wird auf Goebel (1928 *p.* 587—589) hingewiesen. Schattenformen von *Parmelia physodes* mit schmaleren Thalluslappen und einer dünneren, durchsichtigeren Rindenschicht wurden von Bitter (1901 *p.* 467) beschrieben. Ökologische Beobachtungen von excessiver Streckung des Apothecienstieles von *Baeomyces roseus* bei Lichtmangel finden wir bei Krabbe (1882 *p.* 93).

Während das Wachstum bei manchen Bryophyten im Dunkeln bald aufhört (Němec 1906 b), zeigen andere ein charakteristisches Etiolement. Bei den frondosen Lebermoosen wachsen hierbei schmale, anatomisch wenig differenzierte Thallusäste mehr oder weniger senkrecht aufwärts (Němec 1906 a *p.* 549, 1906 b *p.* 417, 426, Massart 1920, Douin & Davy de Virville 1924, Goebel 1928 *p.* 590; vgl. ferner Fitting 1939 *p.* 634—641), und bei den foliosen Lebermoosen (*Lophocolea bidentata*, Němec 1906 b) ist die Grösse der Blätter stark reduziert, während die Internodienlänge wenig beeinflusst wird; auch der Bau der Blätter kann stark vereinfacht sein (Goebel 1928 *p.* 517). Die Lichtmodifikationen bei der Gattung *Scapania* wurden von Buch (1923) studiert; bei Kultur in schwachem Licht steigerte sich die relative Länge der Internodien (Segmente) nur bei einigen Arten, während die Blattgrösse stets stark herabgesetzt war; bisweilen verminderte sich auch die relative Breite der Blätter. Bei Laubmoosen sah Schimper (1885 *p.* 160) „lange nur von ganz winzigen Blättern besetzte Zweige" sich im Dunkeln entwickeln, und andere Beobachtungen dieser Art finden wir bei Němec (1906 a *p.* 508, 555, 1906 c), Schoenau (1911), Davy de Virville (1927) u. a. m. Der letztere züchtete eine Anzahl von Arten in verschiedenen Lichtintensitäten und im Dunkeln und beschreibt ausführlich die anatomischen Veränderungen, welche in der Regel am auffallendsten im stark vereinfachten Bau und der verminderten Grösse des Dunkelblattes hervortreten. Bezüglich der Lichtwirkungen auf die Symmetrieverhältnisse, den Verzweigungstypus etc. wird auf die angeführten Arbeiten von Němec und Schoenau, sowie auf Goebel (1928 *p.* 589—600) und Buch (1932) verwiesen. Die Dorsiventralitätsinduktion bei Brutkörpern von *Marchantia* und *Lunularia* wurde von Fitting (1935—38, siehe die Arbeit aus dem Jahre 1939) einer eingehenden Analyse unterzogen.

Spezielles Interesse haben sich die Relationen der Protonemastadien zum Licht zugezogen. Laubmoos-Protonemen können auf organischem Substrat im Dunkeln gezüchtet werden (siehe PRINGSHEIM & PRINGSHEIM 1935 und daselbst angeführte Literatur). Die Zellenlänge ist dabei gesteigert und die Verzweigung herabgesetzt. Lange, anfangs mit grünen Spitzen versehene Fäden wachsen aus dem Substrat senkrecht aufwärts und scheinen den „negativ geotropischen Rhizoiden" zu entsprechen, welche nach NĚMEC (1906 a *p.* 509, 557) von verdunkelten *Fissidens*- und *Dicranum*-Sprossen ausgebildet werden und denen er eine biologische Bedeutung zuschreibt, indem sie aus den versenkten Sprossen bis zur Bodenoberfläche hinaufreichen und dort ein normales Protonema mit Knospen ausbilden. Sowohl diese Anlegung von Laubmoos-Sprossen wie die Ausbildung von Lebermoosthallomen erfordert eine nicht allzu geringe Lichtintensität, und eine Intensitätsverminderung kann eine Rückkehr zum Protonemastadium mit sich führen (siehe GOEBEL 1928 *p.* 515—516).

Die Auskeimung von *Marchantia*-Brutkörpern wird stark vom Licht gefördert (vgl. FITTING 1939). Der absolute Längen- und Breitenzuwachs erreicht hierbei bei intermediärer Lichtstärke ein Maximum, während die relative Breitenentwicklung sich auch nach Überschreitung derselben steigert. Rotes Licht wirkt ungefähr wie weisses auf das Wachstum und die Differenzierung, während blaues und grünes Licht mit demselben Energie-Inhalt eine bedeutend schwächere Wirkung hat (FÖRSTER 1927, STEPHAN 1928 b). TEODORESCO (1929 *p.* 224—268) studierte die Wirkung von rotem, blauem und weissem Licht auf Sporenkeimlinge einer Anzahl frondoser Lebermoos-Arten, darunter *Marchantia*. Er fand, dass sich in rotem und in schwachem weissen Licht fadenförmige, oft stark verlängerte Keimstadien ausbildeten und dass unter diesen Umständen auch die jungen Thallome lang und schmal waren und stark gestreckte Zellen hatten; in blauem oder starkem weissen Licht entwickeln sich dagegen normale Formen. Der Energie-Ausgleich zwischen den verschiedenen Spektralgebieten in TEODORESCOS Experimenten ist jedoch unsicher (vgl. S. 57), und dies kann die ungleiche Aktivität des roten Lichtes in seinen und in FÖRSTERS Versuchen erklären. In diesem Zusammenhang ist es auch von Interesse, dass PRINGSHEIM & PRINGSHEIM (1935) Sprossbildung an Laubmoos-Protonemen in rotem und weissem, nicht aber in grünem und blauem Licht fanden; wenn auch Intensitätseffekte hierbei nicht ausgeschlossen waren, steht doch der positive morphogene Effekt des roten Lichtes fest.

Die Ausbildung der Gametangiophoren bei *Marchantia polymorpha* wird nach Angaben von WANN (1925) und VOTH & HAMNER (1940) von Langtag, die Brutkörper-Bildung von Kurztag gefördert. Doch spielt hierbei auch die Lichtintensität eine bedeutende Rolle (SCHAPPELLE 1936).

In welchem Masse die Formbildung der Moos-Sporophyten vom Licht beeinflusst wird, ist wenig bekannt (vgl. Goebel 1928 *p.* 599, Buch 1932 *p.* 85). Eine Angabe von Askenasy, dass der Kapselstiel von *Pellia epiphylla* eine grössere definitive Länge bei Streckung im Dunkeln erreicht als im Lichte, konnte von Němec (1906 b *p.* 431) nicht bekräftigt werden; er fand in seinen Versuchen vielmehr das Gegenteil. Bezüglich der Lichtwachstumsreaktionen etc. dieses Organs wird auf Buy & Nuernbergk (1935 *p.* 366—370) verwiesen.

Wir gehen nun zu den Pteridophyten über. *Lycopodium*- und *Selaginella*-Arten scheinen im Dunkeln nur schwerlich zu wachsen, doch können etiolierte Sprosse mit stark reduzierten Blättern und unbedeutend verlängerten und verdickten Internodien ausgebildet werden (MacDougal 1903 *p.* 199, Liro 1911 *p.* 16, Massart 1920). Hierbei werden anisophylle Formen zu radiären (Goebel 1928 *p.* 618—619). Die *Equisetum*-Sporophyten scheinen bei der Entwicklung im Dunkeln keinen besonders tiefgehenden Veränderungen zu unterliegen (MacDougal 1903 *p.* 103, 278, Liro 1911 *p.* 11—13); auch die Prothallien zeigen keine auffallenden Lichtmodifikationen (Stephan 1928 a, Rumberg 1931). Bei *Isoëtes* verlängern sich die Blätter stark im Dunkeln (Stahl 1909 *p.* 124) und ebenso bei herabgesetzter Lichtintensität (S. 121).

Das Etiolement der Farnsporophyten wurde von MacDougal (1903) und Hommer (1926) ausführlich beschrieben. In der Regel findet eine starke Verlängerung von Blattstiel und Rachis statt, die es mit sich bringt, dass die Fiederblättchen weit auseinanderrücken. Die Gesamtlänge der Blätter kann, je nach der mehr oder weniger vollständigen Entfaltung der Blattspreite, gesteigert oder vermindert sein. Der Durchmesser des Blattstieles ist manchmal vermindert, aber als Folge der Hypertrophie des parenchymatischen Grundgewebes (erhöhte Zellenzahl und Zellenweite) oft gesteigert. Die laminaren Teile sind immer mehr oder weniger stark reduziert und haben kleine und regelmässig geformte Epidermiszellen. MacDougal (1903 *p.* 278) und Hommer (1926 *p.* 23) fanden auf den im Dunkeln ausgebildeten Blättern niemals Sporangien, während Liro (1911 *p.* 25) angibt, dass er Sporangien mit kleinen Sporenanlagen auf *Dryopteris Filix mas* (L.) Schott und *Athyrium Filix femina* (L.) Roth beobachtet habe; die zuerst erwähnte Art ist auch in Hommers Versuchsmaterial enthalten. Inwieweit Liros Resultat auf zufälligen Lichtdosen bei den Beobachtungen oder ähnlichem beruhen kann, lässt sich an Hand der Versuchsbeschreibung nicht entscheiden.

Die Formbildung der Farnprothallien in Licht von verschiedener Qualität und Quantität war schon lange Gegenstand des Interesses. Die älteren

Untersuchungen von Prantl, Heim, Life u. a. sind bei Klebs (1916—17) angeführt. Die umfassenden Studien des letztgenannten Forschers stellten diese Objekte in den Mittelpunkt der Diskussion über die morphogenetischen Wirkungen des Lichtes, und später wurden von Stephan (1928 a, 1929), Teodoresco (1929 *p.* 268—284), Mussack (1933), Orth (1937) und Charlton (1938) neue Beiträge geliefert. In rotem und in schwachem weissen Licht werden in der Regel nur aus langgestreckten Zellen bestehende Fäden gebildet, während die weitere Entwicklung des Prothalliums blaues oder weisses Licht von genügender Stärke erfordert. Schon flächenförmige Prothallien wachsen in rotem Licht zu langen, bandförmigen Gebilden mit langgestreckten Zellen, oder es wachsen vereinzelte Randzellen schlauchförmig aus. Die Antheridienbildung kann bei geringerer Lichtstärke vor sich gehen als die Archegonienbildung.

Burgerstein (1900) untersuchte die Formverhältnisse bei einer grossen Zahl im Dunkeln und im Licht gezüchteter Koniferenkeimlinge und fand, „dass die Dunkelkeimlinge kürzere Wurzeln, längere und zugleich dickere hypocotyle Stengelglieder, sowie kürzere Cotylen bilden als Lichtkeimlinge". Die Hypokotylverlängerung betrug im Durchschnitt 29 % und war mit einer gesteigerten Längenstreckung der Epidermiszellen, deren Breite unverändert oder schwach vermindert war, verbunden. Auf ähnliche Weise verhält sich *Ephedra*, während Keimlinge von *Ginkgo*, *Welwitschia* und *Zamia* ein bedeutend stärkeres, von Chlorophyllverlust begleitetes Etiolement aufweisen (Burgerstein 1900, Stahl 1909, Li 1934). — Bei der Ausgestaltung der Baumkronen spielt das Licht u. a. durch seine Einwirkung auf die Knospenentwicklung und die Assimilation eine wichtige Rolle; die Hemmung der letzteren durch stärkere Beschattung kann ein Absterben der Zweige bewirken (vgl. Stålfelt 1935).

Bei den Angiospermen hat man bisweilen eine Grenzlinie zwischen dem Etiolement bei den Monokotylen und Dikotylen gezogen. Da dies jedoch, wie z. B. MacDougal (1903 *p.* 259) bemerkt, eine unberechtigte Generalisation bedeutet, wird die Gruppe hier als eine Einheit behandelt werden, innerhalb welcher verschiedene Reaktionstypen nicht nach taxonomischen Richtlinien, wohl aber auf morphologischem und biologischem Grund unterschieden werden können.

Die Einwirkung des Lichtes auf die Entwicklung des Wurzelsystems ist sowohl direkt als indirekt, im letzteren Falle durch den Spross vermittelt. Beim Studium der direkten Wirkung müssen begreiflicherweise die Beleuchtungsverhältnisse der Sprosse für die verschiedenen Kulturen identisch sein. Hierbei findet man in der Regel, dass das Längenwachstum der

Wurzeln durch das Licht gehemmt wird (KNY 1902, ILTIS 1903, PROBST 1927), während das Dickenwachstum gesteigert sein kann (KNY); die anatomische Struktur verändert sich nur relativ unbedeutend (PRIESTLEY & EWING 1923). Ähnliche Resultate erhielt man bei isolierten Wurzeln (KNY 1902, SEGELITZ 1938), aber bei länger andauernder Kultur kann das Licht ihr Längenwachstum stimulieren (ROBBINS & MANEVAL 1924). Die indirekte Wirkung des Lichtes kommt in der gewöhnlich schwachen Entwicklung des Wurzelsystems etiolierter Pflanzen (MACDOUGAL 1903 *p.* 235, REID 1929 a) und in der Steigerung der relativen Wurzelentwicklung bei erhöhter Lichtstärke (SHIRLEY 1936 *p.* 743—749) zum Ausdruck. Beim Vergleich zwischen gänzlich beleuchteten und gänzlich verdunkelten Pflanzen ist die Wurzelentwicklung komplex bedingt (vgl. PROBST 1927); dies kann die verschiedenen Resultate erklären, welche hierbei erreicht wurden (TEODORESCO 1899 c *p.* 210—212). — Hier mag auch die oft beobachtete Tendenz zur Bildung von Adventivwurzeln an verdunkelten Stammteilen erwähnt werden (SACHS 1863, 1865 a, PRIESTLEY & EWING 1923 *p.* 35, 40, DORFMÜLLER 1938 u. a.).

Die übernormale Internodienstreckung im Dunkeln oder in schwachem Licht ist der auffallendste Zug im Etiolement des Stengels. Sie tritt regelmässig bei reichlichem Zugang an Reservestoffen auf und ist bei den unteren Internodien am prononciertesten; die oberen hingegen können verkrüppelt sein und die Anzahl der entwickelten Internodien kann abnehmen, weshalb die totale Stammlänge nach hinreichender Versuchsdauer nicht selten im Dunkeln herabgesetzt ist. Die Internodienstreckung ist mit einer mehr oder weniger starken Steigerung der Zellenlänge verbunden, und ausserdem steigt oft die longitudinale Zellenzahl (KRAUS 1869, RAUWENHOFF 1878, BROTHERTON & BARTLETT 1918). In vielen Fällen ist der Durchmesser der etiolierten Internodien herabgesetzt, aber schon SACHS (1863) weist darauf hin, dass dies nicht immer der Fall ist. Zahlreiche Beispiele von gleichzeitig verlängerten und verdickten Dunkelinternodien finden wir bei KRAUS (1869), RAUWENHOFF (1878), MACDOUGAL (1903), KÜHLHORN (1904) u. a. Die Leitbündel sind in der Regel stark reduziert, aber ihre Verminderung kann durch die exzessive Entwicklung des parenchymatischen Grundgewebes (Steigerung der Zellenweite und der Zellenzahl; MACDOUGAL 1903 *p.* 229, 252, KÜSTER 1925 *p.* 41, 42) mehr als aufgewogen werden. — Auch Internodien, die normalerweise sehr kurz bleiben, können sich in manchen Fällen im Dunkeln stark strecken. Ein Beispiel bietet die oft auf die Verdunkelung folgende Auflösung von Blattrosetten (WIESNER 1891, 1892). Ein sehr eingehend untersuchter Fall ist ferner das *Avena*-Mesokotyl (siehe S. 58).

Ein auffallender Zug der etiolierten Sprosse ist auch die verminderte

Verzweigung und die senkrechte Aufwärtsrichtung der ausgebildeten Zweige (Rauwenhoff 1878, MacDougal 1903). Bezüglich des bei Kakteen und manchen anderen Pflanzen in der Dunkelheit auftretenden Überganges von abgeplatteter zu radiärer Stammform wird auf Goebel (1928 *p.* 614—616) hingewiesen.

Hinsichtlich des Etiolements der Blätter können zwei Hauptgruppen unterschieden werden. Die eine umfasst u. a. die an unterirdischen Stammteilen mit wenig gestreckten Internodien entstehenden parallelnervigen Monokotylenblätter. Diese werden im Dunkeln meist länger und schmäler als im Licht, doch kann auch die Breite etwas gesteigert sein (MacDougal 1903 *p.* 255). Ebenso sind die Epidermiszellen in der Regel länger und schmäler als normal (z. B. bei *Allium vineale*, *l. c. p.* 39). Auf ähnliche Weise verhalten sich die Blätter vieler dikotyler Rosettenpflanzen: *Tragopogon porrifolius* (Sachs 1863), *Beta vulgaris* (Schönfeld 1914 *p.* 16), *Lobelia Dortmanna* (siehe S. 22).

Der andere Haupttypus umfasst die übrigen in laminare und petiolare Teile differenzierten Blätter, unabhängig von deren systematischer Stellung. Werden sie an unterirdischen Stengelteilen mit kurzen Internodien gebildet, so wird der Blattstiel in der Regel im Dunkeln exzessiv gestreckt, während die Spreite rudimentär verbleibt, mit kleinen polygonalen Epidermiszellen (MacDougal 1903 *p.* 137, 257—263). Ebenso erfahren die Zellen des Stieles eine starke Verlängerung, welche proportional grösser sein kann als die Streckung des Stieles, aber in anderen Fällen von einer starken Steigerung der longitudinalen Zellenzahl begleitet wird (*l. c. p.* 260, Küster 1925 *p.* 43). Der Stieldurchmesser ist oft vermindert, kann aber ebenso wie beim Stengel auch unverändert oder gesteigert sein. — Werden die Blätter von Luftsprossen mit gestreckten Internodien ausgebildet, so verbleibt die Spreite ebenfalls rudimentär, während der Stiel bisweilen verlängert, bisweilen verkürzt ist (Teodoresco 1899 c *p.* 184, 1929 *p.* 331, MacDougal 1903 *p.* 263—268, Schönfeld 1914).

Das Blattwachstum ist im Dunkeln oft ausgeprägt epi- oder hyponastisch. Dunkelblätter mit stark konvexer Oberseite werden von Sachs (1863), Kraus (1869), Jost (1895) u. a. beschrieben. Die Blätter von *Sempervivum*-Rosetten werden im Dunkeln so stark epinastisch, dass sie die Rosettenbasis von der Erde emporheben und die Wurzeln ausreissen können (Wiesner 1891; vgl. Teodoresco 1899 c *p.* 183, Brenner 1900 *p.* 26). Der Blattstiel führt nicht selten im Dunkeln epinastische Krümmungen aus (Vines 1889, Buy & Nuernbergk 1932 *p.* 451). — Dunkelblätter mit stark konvexer Unterseite hat z. B. *Phaseolus multiflorus* (Detmer 1882, Bünning 1939 Abb. 164, vgl. doch Jost 1895 *p.* 445). Die Dunkelblätter von *Taraxacum* und *Plantago media* haben gegen die

Oberseite gebogene Blattkanten (VINES 1889, WIESNER 1891), und bei *Galanthus nivalis* ist die Hyponastie so stark, dass die Blätter sich überbiegen und mit der Oberseite den Boden berühren (WIESNER 1882 *p.* 56). Bei manchen Rosettenpflanzen bleiben die Blätter im Dunkeln aufwärts gerichtet, breiten sich aber bei Beleuchtung aus (vgl. BUY & NUERNBERGK 1932 *p.* 451).

Mit steigender Lichtintensität werden die Blätter grösser, aber nur bis zu einer gewissen Grenze. Bei den höchsten Lichtstärken (Sonnenlicht) geht die Grösse nämlich in vielen Fällen wieder zurück; gleichzeitig nimmt die Dicke zu, und die Struktur macht charakteristische Veränderungen durch. Die Epidermiszellen werden kleiner und regelmässiger, der Mesophyllbau dichter mit relativ stärker entwickelter Palisadenschicht, die Nervatur wird ebenfalls dichter und die Anzahl von Stomata pro Flächeneinheit grösser. Die Sonnenblattstruktur wird jedoch sicherlich nicht vom Lichtfaktor allein bedingt, sondern dieser arbeitet mit anderen Faktoren, wie herabgesetztem Zugang an Wasser, N-Mangel etc. zusammen (vgl. S. 78, 80). Die frühere, zum grossen Teil teleologisch eingestellte Literatur wird von MEYER (1923) ausführlich referiert; im übrigen wird auf NORDHAUSEN (1903, 1912), SCHRAMM (1912), HANSON (1917), WALTER (1926), MOTHES (1932) und BÖTTICHER & BEHLING (1939) hingewiesen.

Die Einwirkung des Lichtes auf die Anlegung und Entfaltung der Blütenknospen ist ziemlich verschiedenartig (vgl. MACDOUGAL 1903 *p.* 268—278, WIESNER 1907 *p.* 174—180). In vielen Fällen findet die Anlegung an unterirdischen Sprossteilen statt (*Tulipa*, *Hyacinthus*, *Crocus* etc.), und auch die spätere Entwicklung kann hierbei in der Regel ohne direkte Mitwirkung des Lichtes auf ziemlich normale Weise vor sich gehen (SACHS 1863, 1865 a, MACDOUGAL u. a.); oft wird jedoch hierbei die Farbe blasser, die Blütenstiele und die Perigonröhren verlängert usw. Auch in bestimmten Fällen, wo sie normalerweise im Licht geschieht, kann die Neubildung von Blütenknospen möglicherweise im Dunkeln stattfinden, aber die Angaben hierüber sind schwer zu beurteilen. In den meisten Fällen handelt es sich um Zweige, die in Dunkelrezipienten eingeführt wurden, welche oft für Beobachtungen geöffnet wurden und deren Lichtabschluss unvollständig war. SACHS (1863) sah Knospen auf von der Aussaat an gänzlich verdunkelten Pflanzen von *Phaseolus vulgaris*, *Vicia Faba* und *Cucurbita pepo*; er öffnete jedoch seine Dunkelrezipienten täglich, und auch bei neueren Beobachtungen ähnlicher Art (BORGSTRÖM 1939 a) scheint die Verdunkelung nicht absolut gewesen zu sein. Morphologische und anatomische Veränderungen in dem Blütenbau bei herabgesetzter Lichtstärke wurden von VÖCHTING (1893), CURTEL (1898) u. a. ausführlich beschrie-

ben. Bei manchen Pflanzen wird die Blütenbildung bei einer Lichtstärke, die noch fortgesetztes vegetatives Wachstum gestattet, gänzlich oder teilweise unterdrückt (Wiesner 1907 *p.* 179, Shirley 1936 *p.* 752).

In manchen Fällen spielt die Länge der täglichen Beleuchtungszeit eine entscheidende Rolle für die Blütenbildung. Bezüglich dieses und anderer photoperiodischen Phänomene liegt eine umfangreiche und rasch wachsende Literatur vor (siehe Garner 1936, 1937). Neuere Untersuchungen (siehe Hamner & Bonner 1938) zeigen, dass die günstige Beleuchtungszeit die Bildung von Blühhormonen auslöst, welche von einem Teil der Pflanze auf einen anderen übertragen werden können. Ein tieferes Eindringen in die photoperiodischen Phänomene scheint eine Berücksichtigung der endogenen Tagesrythmik vorauszusetzen (Bünning 1942). — Hier mag ferner hervorgehoben werden, dass man in der Regel bei photoperiodischen Untersuchungen die Beleuchtungsquantität parallel mit der Beleuchtungsdauer variiert und dass hierbei photoquantitative Effekte, welche ebensogut durch Änderung der Lichtstärke erreicht werden können, sich oft mit den photoperiodischen Effekten *sensu stricto* vermengen (Åberg 1941 *p.* 35, 83). Dies gilt im besonderen für viele der „Langtags-Effekte", die durch Verlängerung der kurzen und lichtarmen Tage des Winterhalbjahres mittels Kunstlicht erreicht wurden.

Gewisse biologische Gruppen unter den Angiospermen sind vom photomorphotischen Gesichtspunkt aus von besonderem Interesse. Die Internodien der Schlingpflanzen unterliegen nach Sachs (1863) keiner excessiven Streckung im Dunkeln, weshalb er sie als „natürlich etiolierte" bezeichnete, ein Umstand, der jedoch von MacDougal (1903 *p.* 223) bestritten wurde. Im übrigen ist die Abhängigkeit des Windens vom Licht Gegenstand einer umfassenden Diskussion gewesen (vgl. Teodoresco 1925, Priestley 1925 *p.* 281).

Das Verhalten der parasitischen und mykotrophen Angiospermen zum Licht ist besonderer Aufmerksamkeit wert, da eine durch die Kohlensäureassimilation vermittelte Wirkung hier oft ausgeschlossen ist und demnach andere Effekte reiner hervortreten könnten. Andererseits dürfen die Erfahrungen von derartigen chlorophyllfreien Typen natürlich nicht ohne weiteres auf die grünen Pflanzen übertragen werden, denn die veränderte Lebensweise kann eine durchgreifende Umgestaltung der wachstumsphysiologischen Prozesse mit sich gebracht haben. — Das Erfahrungsmaterial ist leider wenig umfangreich. Man weiss, dass gewisse Arten die ganze Entwicklung vom Samen zum Samen unter der Erde durchmachen können; dies geschieht gelegentlich bei z. B. *Lathraea squamaria* (vgl. Heinricher 1931 *p.* 97) und bei der Orobanchacee *Epiphegus* (Leavitt 1902),

während es bei der Balanophoracee *Juelia subterranea* regelmässig stattfindet (Asplund 1928). MacDougal (1903 *p.* 119, 269) schloss das Licht von Sprossen von *Monotropa hypopitys*, welche gerade aus der Erde hervorbrachen, ab und gibt an, dass „no appreciable difference in the stature or appearence of these plants and others in the light could be detected"; Samenbildung fand statt. Andererseits gibt Trumpf (1924 a) von *Orobanche*-Arten an, dass verdunkelte Sprosse schnelleres Wachstum, hellere Farbe und stärker gestreckte Zellen aufweisen.

Betreffs der Wasserpflanzen meint MacDougal (1903 *p.* 217) auf Grund von Franks und Möbius' Untersuchungen „the rule that submerged and floating aquatics are not capable of etiolation" aufstellen zu können. Die Ungültigkeit dieser Regel in Bezug auf Algen und im besonderen auf Characeen geht aus der obigen Darstellung hervor, und auch was die angiospermen Wasserpflanzen anbelangt, ist ihr Wert sehr problematisch. Frank (1872) beobachtete zwar, dass die Streckung der Blattstiele von *Hydrocharis morsus ranae* auch im Dunkeln aufhört, wenn die Spreite die Wasseroberfläche erreicht hat, gibt aber gleichzeitig an, dass die Spreite kleiner wird und ihre Entwicklung sich verzögert; bei *Trapa natans* verloren die Blätter im Dunkeln das Orientierungsvermögen für die Wasseroberfläche und richteten sich senkrecht nach oben. Bei submersen Rosetten von *Lobelia Dortmanna* richten sich die Blätter im Dunkeln ebenfalls steil aufwärts und gleichzeitig findet eine Steigerung ihrer relativen Länge statt, die als charakteristisch für das Etiolement von Blättern dieses Typus gelten kann (S. 42); eine Tendenz zur Internodienstreckung tritt hingegen nur unter besonderen Umständen ein (S. 120), ein Verhältnis, das doch auch bei Landpflanzen vorkommen kann. Submerse Wasserpflanzen mit normal wohlentwickelten Internodien (*Ceratophyllum*, *Myriophyllum*, *Elodea* etc.) können eine Verdunkelungsreaktion durchmachen, die kein Gegenstück bei den Landpflanzen zu haben scheint: die älteren Internodien nehmen nämlich ihre Streckung wieder auf, wobei sich die Zellen stark verlängern (Möbius 1895, Schloss-Weil 1916); das Phänomen wird in mehreren Fällen von einem epinastischen Zurückschlagen der Blätter begleitet. Es hört jedoch auch das Spitzenwachstum im Dunkeln nicht ganz auf, und von den neugebildeten Teilen von z. B. *Myriophyllum verticillatum* gibt Beyer (1913) herabgesetzten Stammdurchmesser und stark verkleinerte Blätter an.

III. Der reizphysiologische, der teleologische und der kausal-analytische Standpunkt.

Wenn man eine Erklärung geben will, welche den grösstmöglichen Teil der Vielfalt der photomorphotischen Erscheinungen zusammenfasst, muss diese lauten: das Licht wirkt als Reizmittel. Natürlich ist dies wenig mehr als eine Umschreibung für unsere Unkenntniss der Prozesse, die dahinterliegen, und wertvoll wird der reizphysiologische Standpunkt erst, wenn er zur Aufstellung von Regeln leitet, die bestimmte Gruppen der Phänomene zusammenfassen. So hat besonders GOEBEL (siehe die Arbeit aus dem Jahre 1928 *p.* 485, 514—522) hervorgehoben, dass verschiedene Entwicklungsstadien für verschiedene Lichtintensitäten abgestimmt sein können, wobei der Lichtbedarf der späteren Stadien der normalen Entwicklungsfolge in der Regel grösser ist. Es sind z. B. die Moospflanzen für höhere Lichtstärken abgestimmt als die Protonemastadien, und viele Arten von Schattenblättern können von diesem Standpunkt aus als stehengebliebene oder rückgebildete, für niedrige Lichtstärken gestimmte Primärblätter betrachtet werden; die radiären Dunkelsprosse von normalerweise abgeplatteten Kakteen entsprechen ebenfalls radiären Keimungsstadien, usw. Ähnliche Gedankengänge hat MACDOUGAL (1903 *p.* 287, 306) bezüglich des typischen Angiospermen-Etiolements verfolgt, als dessen konstitutives Element die niedrige Differenzierung, das Verbleiben in mehr embryonalen Stadien betrachtet wird, welches durch die Abwesenheit der morphogenetischen oder stimulativen Wirkung des Lichtes bedingt wird. Hierzu kommt ein exzessives Wachstum mancher embryonaler Gewebe, welches die normale Koordination stört und dadurch u. a. zu abnormen Torsionen und Krümmungen von Stengel und Blättern führen kann (*l. c. p.* 256). — Diese veränderte Aktivitätsverteilung kann jedoch aus dem normalen Entwicklungsverlauf kaum vorausgesehen werden und bedeutet demnach, dass ein neues Element in die Erklärung aufgenommen wird.

Das starke Übergewicht der Wachstumsaktivität von Stengelteilen und Blattstielen gegenüber den Blattspreiten hat den wichtigsten Punkt in den Gedankengängen gebildet, welche die Zweckmässigkeit zu einem zusammenfassenden Gesichtspunkt bei der Deutung des Etiolementes gemacht haben. Die Streckung des Stengels macht ein Hinausdringen der Pflanze durch die bedeckenden Erdschichten zum Licht möglich, wobei das Verbleiben der Blätter bzw. der Blattspreiten in einem frühen Entwicklungsstadium den Widerstand vermindert und eine Materialersparnis

ermöglicht. Schon SACHS deutet in seiner Arbeit aus dem Jahre 1863 die biologische Bedeutung des Etiolementes an; später (1882 *p.* 645) bezeichnet er es jedoch als einen krankhaften Zustand, der durch die Abwesenheit „geeigneter Bildungsstoffe" verursacht wird. Die teleologische Betrachtungsweise wird konsequent von BÖHM, GODLEWSKI, FRANK und F. DARWIN (siehe MACDOUGAL 1903 *p.* 283—284), sowie von NOLL (1902), STAHL (1909 *p.* 114, 152) u. a. verfolgt. Es gibt jedoch, wie MACDOUGAL (1903 *p.* 286), GOEBEL (1928 *p.* 29; vgl. jedoch bezüglich *Chara* S. 12) und NĚMEC (1906 b *p.* 447) hervorgehoben haben, auch Fälle, wo sie schwerlich angewendet werden kann. Soweit die teleologische Deutung einen Überblick über scheinbar verschiedenartige morphologische Reaktionen ermöglicht, ist sie unzweifelhaft von Interesse, doch kann sie natürlich niemals die Kenntnisse des wachstumsphysiologischen Geschehens ersetzen oder überflüssig machen.

Die kausalanalytische Erklärung der Photomorphose setzt schliesslich eine vollständige Kenntnis der Physiologie des Wachstums und der Lichtwirkungen voraus — ein Ziel, das trotz der raschen Fortschritte der Forschung noch sehr ferne liegt. Auch ist die historische Entwicklung hierher gehörender Theorien so intim mit der Entwicklung der Pflanzenphysiologie überhaupt verknüpft, dass eine Darstellung, die mehr erstrebt als eine chronologische Aufzählung von Arbeiten und Ansichten, allzu weitläufig sein würde, um in diese Arbeit aufgenommen werden zu können. Bestimmte Phasen werden im folgenden erwähnt werden, und eine sorgfältige Zusammenstellung der älteren Literatur findet man bei MACDOUGAL (1903 *p.* 1—35, 280—284).

Die älteren photomorphotischen Theorien, die sich gewöhnlich in der Hauptsache auf das extreme Dunkeletiolement beziehen, zeichnen sich oft durch starke Schematisierung und Vereinfachung aus. In Kenntnis der vielen verschiedenen Arten, auf welche das Licht in die Lebensprozesse der Pflanzen eingreift, muss jedoch jeder Versuch, eine einheitliche und allgemeingültige photomorphotische Theorie aufzustellen, von Anfang an als aussichtslos betrachtet werden. Sicherlich liegen mehrere verschiedene photomorphotische Reaktionsmechanismen vor, deren Unterscheidung der erste Schritt bei der Erklärung der Photomorphose ist. Die hierfür erforderliche Grundlage wird begreiflicherweise von einer möglichst umfassenden Kenntnis der quantitativen Relationen von Lichtfaktor und Formbildung gebildet.

IV. Die Wirkung des Lichtfaktors vom quantitativen Gesichtspunkt.

Das Lichtfeld, das eine Pflanze umgibt, können wir als einen Bruttofaktor betrachten, dessen Beschreibung die Bestimmung der Winkelverteilung, Intensität und Qualität der Komponenten an jedem Orts- und Zeitpunkt umfasst. Um zu dem Licht als Nettofaktor zu gelangen, bedarf es ausserdem einer detaillierten Kenntnis der Pflanze als optisches System: der Reflexions- und Brechungsverhältnisse an den Grenzflächen und der qualitativen und quantitativen Verteilung des Absorptionsvermögens in den verschiedenen Geweben und Organen (vgl. z. B. Mestre 1935, Duggar 1936 a *p.* 779—787, 874—877, 1022—1032). Das quantitative Studium der Wirkung des Lichtfaktors stösst also auf sehr komplizierte Verhältnisse, welche in vielen Fällen eine Schematisierung erzwingen und die Genauigkeit herabsetzen. Die ständige Variation des Tageslichts macht die Verwendung von Kunstlicht wünschenswert, aber hierbei ergeben sich andererseits grosse technische Schwierigkeiten für die Erzielung von genügend grossen und homogenen Lichtfeldern mit einer Intensität, die der natürlichen nahekommt. Das Studium kleiner, einfach gebauter Organismen ist aus vielen Gründen vorteilhaft, aber die Schwierigkeiten dürfen nicht ein Studium der höher organisierten Pflanzen verhindern, deren Reaktionen begreiflicherweise in vieler Beziehung ein Problem für sich bilden.

Vom photomorphotischen Standpunkt ist die Wirkung von Variationen der Intensität, Dauer, Periodizität und Qualität des Lichtfaktors von primärem Interesse. Intensität und Dauer können sich bis zu einem gewissen Grad ersetzen (Produktregel) und müssen deshalb in einem Zusammenhang behandelt werden. Unter Periodizität ist die regelmässige Folge von Lichtdosen mit bestimmter Dauer gemeint; Effekte, die durch eine gewisse Periodizität hervorgerufen werden und hierbei in hohem Grad von der Intensität unabhängig sind, bezeichnen wir als photoperiodische Effekte in eigentlichem Sinne.

A. Intensität und Dauer.

Die Formbildung der höheren Pflanzen im Dunkeln wurde schon in Kap. II behandelt. Hier interessiert uns zunächst die Wirkung der ganzen Intensitätsskala von 0 bis 100 % des an dem Versuchsplatze herrschenden Tageslichts, wie sie experimentell z. B. mit Hilfe von möglichst nonselek-

tiven Beschattungsanordnungen studiert werden kann; die Schwierigkeit liegt hierbei vor allem in der Erreichung von Konstanz der Temperatur- und Feuchtigkeitsfaktoren. Ein Teil der grossen Literatur auf diesem Gebiet wird von SHIRLEY (1936 *p.* 743—750) referiert, und einige Experimente mit *Lobelia Dortmanna* werden im Zusammenhang mit der Behandlung der Wirkung der Lichtqualität beschrieben (S. 42). Mit steigender Lichtstärke nimmt in der Regel die Internodienlänge ab, während die Verzweigung des Sprosses und die Wurzelentwicklung zunimmt. Die Grösse der Blattspreiten erreicht oft ihr Maximum bei intermediärer Lichtstärke, während ihre Dicke und Differenzierung ununterbrochen zunimmt. Die morphologischen Veränderungen werden von Veränderungen der chemischen Zusammensetzung, z. B. steigendem Gehalt an Trockensubstanz, begleitet.

Ähnliche Veränderungen können durch Variationen in der täglichen Beleuchtungsdauer verursacht werden, doch treten auch Unterschiede in der Reaktionsweise bei Zuführung derselben Lichtmenge in Form von kurzen und intensiven oder langen und schwachen Beleuchtungsdosen auf, und diese sind natürlich von grossem theoretischen Interesse. Es bedeutete demnach zum Verständnis der Natur der Photomorphosen einen wichtigen Schritt vorwärts, als BATALIN (1871) zeigte, dass kurze tägliche Beleuchtungsdosen, welche für die Chlorophyllbildung unzureichend waren, trotzdem das Etiolement in bedeutendem Grade aufhoben, und dass dieses also nicht durch ausgebliebene Kohlensäureassimilation bedingt sein konnte. Seine Beobachtungen wurden später von MER (1875), GODLEWSKI (1879) und DETMER (1882) bekräftigt und von TRUMPF (1924 a), PRIESTLEY (1925) und KOLDA (1937) weiter ausgebaut. Auch vom methodischen Gesichtspunkt sind diese Beobachtungen von grosser Bedeutung, da sie, wie PRIESTLEY (1925 *p.* 280) hervorgehoben hat, zu grosser Vorsicht bei der Beurteilung vieler älterer Untersuchungen über das Dunkeletiolement auffordern, in denen ausgebliebene Chlorophyllbildung oft als zureichendes Kriterium für die Vollständigkeit der Verdunkelung angesehen wurde; und dasselbe bezieht sich natürlich auch auf diejenigen neueren Arbeiten, in denen die Verdunkelungs- und Beobachtungsmethoden nicht näher angegeben werden. — Eine entsprechende Trennung der Lichteffekte auf Formbildung und Chlorophyllbildung lässt sich durch eine Verminderung der Lichtstärke nicht bewirken.

Die Frage, in welchem Umfang die morphologischen Effekte photoquantitativ, d. h. unabhängig von Intensität und Dauer der Beleuchtung von der Lichtmenge als solcher bedingt sind, beansprucht besonderes Interesse. VOGT (1915) und TRUMPF (1924 a) treten für eine ausgedehnte Gültigkeit der Produktregel ein, und eine solche wäre, wenn bekräftigt,

von sowohl theoretischer als methodischer Bedeutung. Die Anordnung von Versuchsserien mit einer grösseren Anzahl von Intensitätsstufen stösst nämlich, wenigstens beim Arbeiten mit möglichst homogenen Lichtfeldern hoher Intensität, auf erhebliche experimentelle Schwierigkeiten, während die Dosierung in Form von variierter Beleuchtungszeit leicht durchzuführen ist, eventuell unter Benützung derselben Lichtquelle für sämtliche Versuchsgruppen.

Beim Studium der Intensitätswirkungen hat man in grossem Umfang filtriertes Tageslicht verwendet, d. h. relative, parallel variierende Intensitäten. Ein eingehendes Studium setzt begreiflicherweise Konstanz des Intensitätsfaktors voraus, und besonders bei Untersuchungen von photodurativen Effekten ist diese notwendig, um überblickbare Verhältnisse zu erhalten. Man muss mit anderen Worten das Tageslicht durch Kunstlicht ersetzen, und bevor wir die Diskussion über das Gültigkeitsgebiet der Produktregel fortsetzen, mögen einige in Photothermostaten ausgeführte Experimente über hierher gehörende Fragen eingeschoben werden.

Die Konstruktion der Photothermostate geht aus Abb. 1 hervor. Die Lichtquelle besteht aus einem Mischlichtflektor (*S*) mit einer Glühlampe (500 W) und einer Quecksilberhochdrucklampe vom Typus HgH 1000 (Eigenschaften wie HO–1000, vgl. Åberg 1941 *p.* 46). Sie ist unmittelbar über einer Küvette mit einer 3 cm hohen Wasserschicht angebracht, die einen weissgestrichenen Schrank mit Wänden aus wärmeisolierendem Material oben abschliesst. Das Filter wird bei *Zl* mit Wasserleitungswasser gespeist, und das überschüssige Wasser fliesst bei *Al* ab; indem man hie und da Sublimat zusetzt, kann die Entwicklung von einem Algenbelag verhindert werden. Das Pflanzenmaterial wird auf einem verstellbaren Rost (*PR*) aus perforiertem Blech aufgestellt; die Beobachtung und Pflege geschieht durch die Doppeltüre *T*. Die Schränke sind in einem Kellerlokal aufgestellt, dessen Temperatur durch Einsaugen von kalter Aussenluft mit Hilfe eines thermostatisch regulierten Ventilators konstant gehalten wird. Für die Temperaturregulierung der einzelnen Schränke sorgen in geschützter Lage angebrachte elektrische Heizvorrichtungen (*H*), welche durch Kontaktthermometer (*K*) mit zugehörigen Relais (*R*) eingeschaltet werden. In den Dunkelperioden erfolgen die Einschaltungen mit Intervallen von etwa 2 Minuten, in den Beleuchtungsperioden dagegen etwas langsamer zufolge der Einstrahlung von Lichtenergie. Auf einem gewöhnlichen Thermogram (Fuess Thermohygrograph) ist die Amplitude der Temperaturschwankungen nur ungefähr 0,1—0,2° C mit einer Mittellage, die bei geeigneter Aufstellung der Kugel des Kontaktthermometers bei ein- und ausgeschalteter Beleuchtung dieselbe ist. Durch Messungen mit einem Thermoelement, das dem Temperaturwechsel rasch folgte, konnte

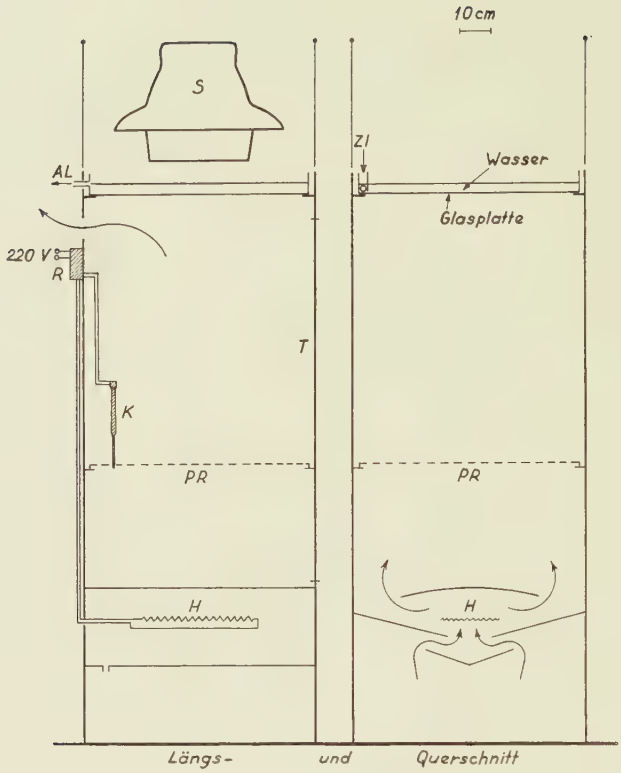


Abb. 1. Konstruktionsschema der Photothermostate.

jedoch festgestellt werden, dass die wirkliche Amplitude ca. 2° C betrug (bei der Messung wurde die Heizvorrichtung mit Zwischenräumen von 3—4 Minuten eingeschaltet). Die Temperatur der Pflanzen dürfte jedoch solchen raschen Schwankungen kaum folgen, und die Milieutemperatur kann jedenfalls durch ihr Mittelniveau als genügend charakterisiert angesehen werden. Die Feuchtigkeit der Luft wechselt begreiflicherweise mit der Beschaffenheit der Aussenluft, variiert aber parallel in sämtlichen 5 Schränken. Die Einschaltung des Beleuchtungsstromes wird automatisch von 5 Schaltuhren besorgt.

Bezüglich der Beschaffenheit des Lichtes mag erwähnt werden, dass von der Totalenergie bei Wellenlängen < 700 mμ ca. 75 % von der Glühlampe und ca. 25 % von der Quecksilberlampe herrührten. Gleichheit der Lichtstärke in den verschiedenen Schränken wurde durch Hebung oder Senkung des Reflektors *S* bewirkt. In jedem Schrank nahm die Lichtstärke vom Zentrum gegen die Ecken um durchschnittlich 10 % ab; die Wirkung dieser Variation wurde so weit als möglich durch öfteres Um-

stellen der Pflanzen ausgeglichen. Die fortlaufende Kontrolle bezog sich nur auf die Intensitätsgleicheit in den verschiedenen Schränken, und der absolute Wert der Strahlung dürfte mit dem Alter der Lampen etc. etwas geschwankt haben. Der ungefähre Durchschnittswert kann auf 0,025 gcal/cm²min bei Wellenlängen < 700 mμ (der Wert wurde durch thermoelektrische Kalibrierung des Photoelements erhalten, vgl. S. 46) oder etwa 4000 Lux geschätzt werden.

Experiment I bezweckte der Einwirkung von variierter Beleuchtungszeit pro Tag bei konstanter Intensität zu folgen. Die Temperatur wurde auf 14,5 ± 1° C gehalten, und die Luftfeuchtigkeit schwankte um 45 %. Das Versuchsmaterial bestand aus einzelnen, in Töpfchen gepflanzten Tomaten-, Salat- oder Spinatjungpflanzen und aus *Lepidium*-Keimlingen (mehrere in einem Topf). Die Schaltuhren waren auf folgende Weise eingestellt:

Einschaltungsperiode:	9—15	6—18	18—6	3—21	0—24	Uhr
Beleuchtungszeit:	6	12^1	12^2	18	24	Stunden

Die Resultate sind in den Tabellen 1—4 zusammengestellt. Die Jungpflanzen wurden am Beginn des Versuches in 6 möglichst gleiche Serien eingeteilt, von denen eine direkt gemessen wurde, während die übrigen in

Tab. 1. Tomatenjungpflanzen, die bei variierter Beleuchtungszeit vom 29.11. bis 20.12.1940 gezüchtet wurden. Mittelwerte für 7 Pflanzen. *AM* = Ausgangsmaterial, Blattnummern von der Basis.

	AM	6	12^1	12^2	18	24 St.
Frischgewicht, mg	268	487	552	628	725	579
Trockengewicht, mg	19	48	72	79	105	84
Zunahme d. Trockengew.	—	29	53	60	86	65
Trockengewicht, %	7,0	9,9	13,0	12,6	14,5	14,5
Blattzahl (>10 mm)	2—3	5,3	4,9	5,3	5,1	4,7
Höhe der Pflanzen, mm	—	44	44	50	47	39
Weite » » »	—	76	80	76	71	71
2. Blatt Länge, mm	—	49	47	47	47	43
2. Blatt Breite, mm	—	36	36	37	38	32

Bemerkungen: *AM:* Hypokotyllänge 47 mm, Kotyledonen L/Br 38/8 mm. Länge des 1. Blattes 39 mm. — 6 St.: Die Pflanzen sind bleicher grün als die übrigen. — 24 St.: Die älteren Blätter zeigen eine Andeutung zu grün-gelber Marmorierung. — Die Höhe der Pflanzen wurde vom Befestigungspunkt der Kotyledonen gemessen. Der Trockensubstanzgehalt ist hier, wie in Tab. 2–4, aus den nicht abgerundeten Werten des Trocken- und Frischgewichtes berechnet.

die Schränke kamen. Die Resultate werden in Form von Mittelwerten für die auf verschiedene Weise behandelten Serien angegeben. Die beiden bei 12-stündiger Beleuchtungsperiode ausgeführten Versuche können als Parallelen betrachtet werden; die ziemlich starken Abweichungen des Frischgewichtes beruhen sicherlich auf der Tagesvariation des Wassergehalts, denn die Ernte geschah gleichzeitig und nicht an im Verhältnis zu den Beleuchtungsperioden gleichwertigen Zeitpunkten.

Tab. 2. Spinatjungpflanzen, die bei variierter Beleuchtungszeit vom 29.11. bis 19.12.1940 gezüchtet wurden. Mittelwerte für 6 Pflanzen.

	AM	6	12^1	12^2	18	24 St.
Frischgewicht, mg	210	463	571	646	674	739
Trockengewicht, mg	16	40	90	91	119	138
Zunahme d. Trockengew.	—	24	74	75	103	122
Trockengewicht, %	7,5	8,6	15,8	14,1	17,6	18,6
Blattzahl (>10 mm)	2	5,5	5,8	6,2	7,8	7,5
4. Blatt Stiellänge, mm	—	19	15	15	16	16
4. Blatt Spreitenlänge, mm	—	22	23	24	24	22
4. Blatt Spreitenbreite, mm	—	15	18	17	17	16

Bemerkungen: *AM:* Kotyledonen 47/5 mm, Länge des grössten Laubblattes 25 mm.

6 St.: Die Kotyledonen sind frisch grün; 12 St.: gelb, teilweise trocken; 18 und 24 St.: braun, trocken.

Tab. 3. Jungpflanzen von Salat, die bei variierter Beleuchtungszeit vom 29.11. bis 20.12.1940 gezüchtet wurden. Mittelwerte für 6 Pflanzen.

	AM	6	12^1	12^2	18	24 St.
Frischgewicht, mg	77	350	764	855	885	950
Trockengewicht, mg	5	19	62	66	94	118
Zunahme d. Trockengew.	—	14	57	61	89	113
Trockengewicht, %	6,3	5,5	8,1	7,8	10,6	12,4
Blattzahl (>10 mm)	1	4,8	5,0	5,5	5,3	5,5
3. Blatt Länge, mm	—	63	72	78	77	65
3. Blatt Breite, mm	—	19	26	28	28	26

Bemerkungen: *AM:* Hypokotyllänge 25 mm, Kotyledonen 18/9 mm, Länge des grössten Blattes 25 mm.

6 St.: Schmächtige Pflanzen mit schwachem Wurzelsystem.

24 St.: Die Kotyledonen sind gelb (bei den übrigen gewöhnlich grün).

Tab. 4. Keimlinge von *Lepidium sativum*, die bei variierter Beleuchtungszeit vom 3.12. bis 18.12.1940 gezüchtet wurden. *AM*: Samen, am 30.11. gewässert. Mittelwerte für 10 Pflanzen. Betreffs der mittleren Fehler siehe Tab. 5.

	AM	6	12^1	12^2	18	24 St.
Frischgewicht, mg	—	50	82	75	113	106
		±3,2	±5,3	±3,2	±8,7	±7,5
Trockengewicht, mg	2,2	3,5	7,4	6,5	12,0	12,8
Zunahme d. Trockengew.	—	1,3	5,2	4,3	9,8	10,6
Trockengewicht, %	—	7,0	9,0	8,6	10,6	12,1
Hypokotyllänge, mm	—	36	34	31	30	33
		±1,0	±1,9	±1,8	±1,6	±1,6
Kotyledonenlänge, mm	—	27	30	28	36	30
		±1,2	±1,4	±0,8	±1,6	±1,6
Länge d. grösst. Blattes, mm	—	8	17	17	23	22

Bemerkungen: Bei sämtlichen Pflanzen ist ein Blattpaar über die Kotyledonen hinaus sichtbar.

6 St.: Die Pflanzen sind bleicher grün als die übrigen und haben ein schwächeres Wurzelsystem.

Das Trockengewicht wächst in sämtlichen Fällen bis zu 18-stündiger Beleuchtungsperiode, bei Salat und Spinat bis zu kontinuierlichem Licht, während die Tomaten hier eine dezidierte Hemmung zeigen (Abb. 2). Bei Salat, Spinat und *Lepidium* ist die Trockengewichtssteigerung bei 12-stündiger Beleuchtungszeit bedeutend mehr als verdoppelt im Vergleich mit dem Wert für 6 Stunden, ein Umstand, der teils auf die exponentielle Form der Wachstumskurve, teils auf die Wirkung der Respiration zurückgeführt werden kann (vgl. Åberg 1941 *p.* 36); bei weiterer Steigerung der Beleuchtungszeit steigt die Trockensubstanz-Produktion langsamer. Auffallend ist die mangelnde Proportionalität zwischen der Entwicklungsgeschwindigkeit, wie sie sich in der Zahl neugebildeter Blätter spiegelt, und der Trockengewichtszunahme; die gesteigerte Assimilatenmenge scheint statt dessen eine gewisse Organvergrösserung und vor allem einen erhöhten Gehalt an Trockensubstanz zu bedingen.

Die morphologischen Unterschiede sind nicht besonders auffallend. Die Blätter zeigen bei 6-stündiger Beleuchtung ein schwaches Etiolement, was am besten durch die Verkleinerung der Blattspreite und Verlängerung des Blattstieles beim Spinat und in der langen und schmalen Form der Blätter beim Salat hervortritt. Bei allen vier Versuchspflanzen zeigt die Blattgrösse eine mehr oder weniger deutliche Tendenz zum Rückgang in

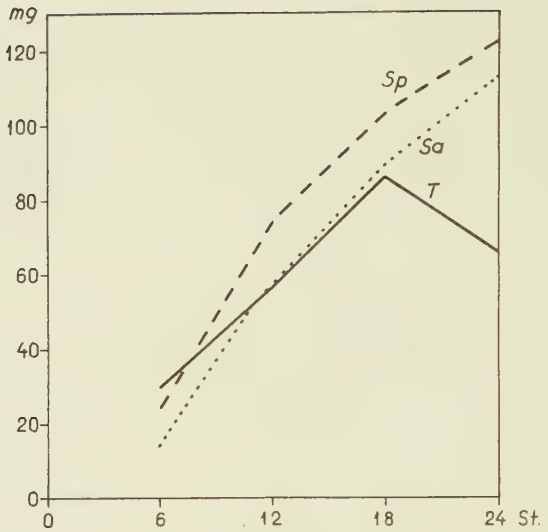


Abb. 2. Die Trockensubstanz-Steigerung bei Tomate (*T*), Salat (*Sa*) und Spinat (*Sp*) be Züchtung in verschiedenen Beleuchtungsperioden.

kontinuerlichem Licht, ein Phänomen, auf das wir später zurückkommen werden (S. 37).

Massart (1920) hat einen ähnlichen Versuch durchgeführt (ca. 400 Lux Glühlicht; Länge der Beleuchtungsperioden: 0, 6, 12, 18 und 24 St.; Temp. 14—20° C), wo das Material aus Pflanzen bestand, die im November zum Treiben hereingenommen wurden. In einigen Fällen trat bei 6-stündiger Beleuchtung ein schwaches Etiolement auf (vgl. bezüglich derartiger Effekte auch Pfeiffer 1926 *p.* 135, Redington 1929 *p.* 257), doch konnten bei der Variation der Beleuchtungszeit zwischen 12 und 24 Stunden keine morphologischen oder anatomischen Unterschiede festgestellt werden. Massart fasst seine Ergebnisse folgendermassen zusammen: „L'influence de la lumière sur la forme et la structure, ainsi que sur la production de chlorophylle, dépend donc plutôt de son intensité que de sa durée, contrairement à son action sur le tropisme, où durée et intensité s'additionnent." Der Schlußsatz kann natürlich nicht als bindend angesehen werden, da keine quantitativen Daten angeführt werden und da nur eine Intensität angewendet wurde. Auch bei längeren Beleuchtungszeiten waren jedoch sowohl bei Experiment I als auch bei Massarts Versuch die Lichtmengen so niedrig, dass greifbare morphologische Variationen bei einer absoluten Gültigkeit der Produktregel zu erwarten waren. Es war deshalb von Interesse, weiter zu untersuchen, wie stark die Beleuchtungszeit abgekürzt werden muss, damit auffallende morphogene Effekte auftreten, und ausser-

dem die Gültigkeit der Produktregel durch inverse Variierung von Lichtstärke und Beleuchtungszeit direkt nachzuprüfen. In beiden Fällen wurden zwecks Erlangung von raschem und ausgiebigem Wachstum Keimlinge von *Pisum sativum* verwendet.

Bei *Experiment II* war die Lichtstärke ungefähr dieselbe wie bei Exp. I, aber die Beleuchtungszeit variierte zwischen 1 und 8 Stunden. Die Erbsen wurden in Töpfe mit Erde ausgesät, und sobald sich die Sprosse zu zeigen begannen, wurden die Töpfe in die Photothermostate gesetzt (27.6.), wo sie bis zum 10.7.1941 verblieben. Als Folge der vorgerückten Jahreszeit musste die Temperatur ziemlich hoch gehalten (21,5 ± 1,5° C) und die Lampen während der Nacht eingeschaltet werden. Die Resultate sind in Tab. 5 angegeben. Bei Verkürzung der Beleuchtungszeit von 8 bis zu 3 Stunden tritt eine gewisse Tendenz zur Internodienverlängerung und Verkleinerung der Blattspreiten auf, aber sicher und auffallend werden die Veränderungen wenigstens bei den drei ersten Internodien erst bei einer Verkürzung auf 1 Stunde. Die Länge der Blattstiele zeigt bei 5-stündiger Beleuchtungsperiode ein nicht ganz sichergestelltes Minimum. Bei 1-stündiger Beleuchtung waren die Stengel weiss und die Blattspreiten gelbgrün und aufwärts konvex; bei steigender Beleuchtungszeit nahm die Stärke der Chlorophyllfärbung zu und die Blattspreiten breiteten sich immer mehr in der Ebene aus.

Die direkte Prüfung der Gültigkeit der Produktregel wurde in *Experiment III* durchgeführt. Die Lichtintensität war hierbei in zwei Thermostaten durch Anbringen von 1 bzw. 2 Lagen eines dünnmaschigen weissen Gewebes unter dem Wasserfilter herabgesetzt. Auf diese Weise wurden 3 verschiedene Intensitäten erhalten, welche sich ungefähr wie 10:6:3 zueinander verhielten. Indem die Beleuchtungszeiten auf umgekehrte Weise variiert wurden, blieb die Lichtquantität konstant. Die Ausgleichungen, die sich im Laufe des Versuches als notwendig erwiesen, waren unbedeutend (ca. 5 %), und die Produkte der relativen Lichtstärke und Beleuchtungsperiode in Stunden waren durchschnittlich folgende:

100 × 5,22 59 × 8,85 29 × 18,0.

In einem vierten Schrank wurde keine direkte Beleuchtung gegeben, doch erhielten die Pflanzen eine geringe Menge Streulicht (höchstens 1/1000 der Lichtmenge in den übrigen Schränken). Diese Vergleichspflanzen sind mit *D* bezeichnet, die übrigen je nach der Intensität mit *10*, *6* und *3*. Die Temperatur wurde auf 20 ± 1° C gehalten, und die relative Luftfeuchtigkeit schwankte um 40 %. Das Pflanzenmaterial wurde wie in Versuch II

Tab. 5. Pisum sativum bei konstanter Lichtstärke, aber variierter Beleuchtungsdauer. Die Internodiennummern sind akropetal; das Epikotyl = Nr. 1. Das am oberen Ende eines Internodiums haftende Blatt ist mit derselben Nummer wie das Internodium bezeichnet. Blatt Nr. 3 ist das erste, das in Nebenblätter, Stiel, Blättchen und Ranke differenziert ist. *L* = Länge. *Br* = Breite. Rel. Länge der Internodien = Länge/Durchmesser. Der Durchmesser der Internodien wurde an einer in deren Mitte belegenen Schnittfläche mit einer Messlupe gemessen. Alle Masse sind in mm angegeben. Die mittleren Fehler wurden nach der Formel

$$\varepsilon = \sqrt{\Sigma (m - M)^2 / N\,(N - 1)}$$ berechnet. $N = 10$

	Länge der Internodien					
	1.	2.	3.	4.	5.	6.
1 St.	35,7±2,0	44,4±3,7	108,1±2,5	105,6±3,3	115,2±3,2	87
3 »	22,3±1,1	23,8±2,1	80,6±2,1	78,0±3,8	92,2±4,3	54
5 »	19,3±0,9	18,8±1,6	68,4±2,2	75,5±3,3	77,3±3,0	55
8 »	17,3±0,9	22,1±1,3	78,4±1,9	68,7±2,5	73,0±2,0	63
8[1] »	16,4±0,9	18,5±1,8	63,7±1,2	60,0±1,7	63,3±2,7	52

	Durchmesser der Internodien					Relative Länge der Internodien				
	1.	2.	3.	4.	5.	1.	2.	3.	4.	5.
1 St.	2,15	1,96	1,84	1,85	1,63	16,6	22,7	59	57	71
3 »	2,31	2,08	1,87	1,88	1,72	9,7	11,4	43	42	54
5 »	2,28	1,95	1,74	1,69	1,61	8,5	9,6	39	45	48
8 »	2,40	2,09	1,85	1,81	1,75	7,2	10,6	42	38	42
8[1] »	2,07	1,79	1,55	1,47	1,33	7,9	10,3	41	41	48

	Blattstiel				Blättchen			
	3.		4.		3.		4.	
	L	*Br*	*L*	*Br*	*L*	*Br*	*L*	*Br*
1 St.	23,7±1,2	1,3	28,9±1,2	1,4	14,1±0,5	11,2	15,5±0,3	12,1
3 »	17,9±0,9	1,4	24,2±0,7	1,4	21,4±0,5	15,9	23,5±0,5	18,0
5 »	16,8±0,9	1,2	21,8±0,8	1,3	21,3±0,7	16,7	24,8±0,8	18,8
8 »	19,6±1,2	1,3	24,5±1,0	1,4	23,8±0,6	17,5	27,6±0,5	21,2
8[1] »	14,1±0,6	1,1	20,8±0,6	1,1	16,7±1,0	13,2	21,2±0,7	16,0

[1] Das eine Kotyledon ist entfernt; siehe S. 77.

behandelt; die Messungen wurden nach 11-tägiger Kultur in den Thermostaten durchgeführt (17.6.1941). Ausser *Pisum sativum* kamen Keimpflanzen von *Vicia Faba* zur Anwendung. Die Resultate sind in den Tabellen 6 und 7 zusammengestellt.

Hinsichtlich der *Pisum*-Internodien beobachten wir eine durchgehende Längensteigerung bei sinkender Lichtintensität, während der Durchmesser keine sichere und eindeutige Veränderung erfährt. Die Grösse der Blättchen zeigt einen ziemlich sicheren Rückgang bei sinkender Intensität; gleichzeitig wurde die Chlorophyllfärbung intensiver, und eine bei den *10*-Blättern ziemlich stark hervortretende netzartige Runzligkeit nahm ab. Die *D*-Pflanzen hatten weisse Stengel und schwach gelbgrüne, zusammengefaltete Blattspreiten. Der Rückgang der Blattstiellänge ist nicht sicher

Tab. 6. Pisum sativum bei variierter Lichtstärke (*10—3*), aber konstanter Lichtmenge. Eine Vergleichskultur bei stark herabgesetzter Lichtmenge (*D*). Bezeichnungen etc. wie in Tab. 5. $N = 10$.

	Länge der Internodien				
	1.	2.	3.	4.	5.
10	16,1±0,8	21,2±1,4	77,5±2,1	75,3±2,9	68,7±3,9
6	19,4±1,2	28,7±1,2	83,8±1,9	77,2±3,1	80,5±2,6
3	20,6±0,9	31,2±2,0	83,6±1,9	82,8±2,4	88,3±2,6
D	49,4±2,5	55,7±3,1	127,4±2,7	111,9±3,7	75,6±9,9

	Durchmesser der Internodien				
	1.	2.	3.	4.	5.
10	2,27±0,05	1,97±0,03	1,77±0,03	1,71±0,03	1,59±0,04
6	2,27±0,04	1,89±0,04	1,76±0,03	1,76±0,03	1,79±0,04
3	2,25±0,05	1,85±0,03	1,77±0,04	1,78±0,03	1,77±0,03
D	2,06±0,03	1,94±0,03	1,92±0,03	1,98±0,05	1,67±0,03

	Länge der			
	Blattstiele		Blättchen	
	3.	4.	3.	4.
10	21,6±0,7	25,7±0,6	23,6±0,6	26,0±0,6
6	21,8±1,7	25,0±1,3	23,4±0,5	25,5±0,5
3	20,4±0,9	24,0±1,2	21,4±0,5	23,4±0,8
D	30,5±2,0	35,1±1,8	11,1±0,2	11,3±0,3

Tab. 7. Vicia Faba-Internodien. Bezeichnungen etc. wie in Tab. 6. $N = 6$.

	Länge					Durchmesser			
	1.	2.	3.	4.	1.—4.	1.	2.	3.	4.
10	18	31	65	92	206	5,5	5,0	5,1	5,0
6	25	34	81	98	238	4,6	4,3	4,5	4,5
3	25	40	83	120	268	4,7	4,5	4,5	4,5

und erscheint im Vergleich zu ihrer Zunahme bei der *D*-Kultur, die im übrigen eine exzessive Veränderung in derselben Richtung wie *10* → *3* zeigt, schwer erklärlich. Die Möglichkeit, dass der Blattstiel und die Blattspreite unter bestimmten Bedingungen parallel variieren können (vgl. auch WENT 1941 Tab. 2), und unter anderen invers, kann jedoch nicht ausgeschlossen werden und gewinnt durch die in Tab. 5 (5—8 St.) angeführten Ziffern erhöhte Wahrscheinlichkeit. Bezüglich der *D*-Pflanzen sehen wir, dass der Durchmesser im ersten Internodium verkleinert, in den übrigen jedoch vergrössert ist. — Bei der gewählten Versuchsanordnung sind Qualitätseffekte nicht ganz ausgeschlossen, da die Lichtabsorbtion des Gewebes sicherlich eine schwache Steigerung gegenüber kürzeren Wellenlängen zeigt. Es ist jedoch unwahrscheinlich, dass dadurch die Deutung der Resultate als Intensitätseffekte gefährdet werden könnte, welche übrigens durch Erfahrungen, die WENT (1941 *p.* 85) mit einer anderen Methodik gerade betreffs der *Pisum*-Internodien gemacht hat, bestätigt wird.

Die Resultate für *Vicia Faba* (Tab. 7) waren ähnlich wie die für *Pisum*. Die Internodienlänge steigerte sich bei sinkender Intensität, und gleichzeitig nahm die Chlorophyllfärbung der Pflanzen zu. Die Blättchen hatten oft schwarze Spitzen und waren deformiert, weshalb sie sich nicht für Messungen eigneten.

Zusammenfassend können wir sagen, dass die Versuche I—II es als wahrscheinlich erscheinen lassen, dass die Bedeutung der Lichtmenge für die Formbildung stark in den Hintergrund treten kann, wenn ihre Steigerung durch die Verlängerung der Beleuchtungszeit über eine gewisse Grenze hinaus zustande kommt. Parallel-Serien bei mehreren verschiedenen Intensitätsstufen würden von grossem Interesse für eine nähere Beurteilung dieser Verhältnisse sein. Die Gültigkeit der Produktregel kann jedoch auf einfachere Weise mit der in Experiment III angewandten Methode nachgeprüft werden; es zeigte sich, dass eine bestimmte Lichtmenge hierbei eine umso stärkere morphogene Wirkung ausübte, je höher die Intensität war. Die weitgehende Gültigkeit der Produktregel, für welche VOGT (1915 *p.* 256)

bei *Avena*-Koleoptilen und Trumpf (1924 a) bei *Phascolus multiflorus*-Epikotylen eintreten, kann also nicht generell sein und scheint auch bei diesen Objekten einer Nachprüfung bedürftig zu sein. Es ist in diesem Zusammenhang zu bemerken, dass die Produktregel sich auch bezüglich des Phototropismus als nur beschränkt gültig gezeigt hat (vgl. Bünning 1939 *p.* 173). Auffallend ist die verschiedene Intensitätsabhängigkeit von Chlorophyllbildung und Formbildung in Exp. III: die maximale morphologische Wirkung wurde bei minimalem Chlorophyllgehalt erreicht. Auch bei Beleuchtungszeiten, die über dem Grenzwert für die Chlorophyllbildung liegen (vgl. S. 26), folgt diese offenbar ganz anderen Gesetzen als ein eventueller photochemischer Primärprozess bei der Photomorphose.

Die quantitativen Beziehungen zwischen Reizmenge und morphologischer Wirkung wurden nur in wenigen Fällen einem eingehenderen Studium unterworfen, und durch die erwähnten Intensitätswirkungen kompliziert sich die Sachlage dermassen, dass tatsächlich kein Fall als genügend untersucht bezeichnet werden kann. In der Regel dürfte die Wirkung einer bestimmten Lichtmenge weitaus stärker sein, je näher zum Nullpunkt der Skala sie einsetzt, und die direkte Proportionalität zwischen Wirkung und Lichtmenge, welche Li (1934) für die Entwicklung der Blattfläche bei *Ginkgo* in gewissem Masse realisiert fand, dürfte ein Ausnahmefall sein. Went (1941) gibt eine ungefähre Proportionalität zwischen der Länge der Blättchen bei *Pisum* und dem Logarithmus der Lichtmenge an.

B. **Die Periodizität.**

Als photoperiodische Erscheinungen bezeichnen wir Effekte, die durch Variationen in der Länge der täglichen Beleuchtungszeit verursacht werden und dabei in hohem Grad unabhängig von der Lichtmenge und Lichtstärke sind (vgl. S. 21). Nur einige Wirkungen von Dauerlicht auf das vegetative Wachstum sollen hier in Kürze besprochen werden.

Wie schon hervorgehoben wurde (S. 32), zeigte die Blattgrösse bei der Steigerung der Beleuchtungszeit von 18 bis 24 Stunden pro Tag deutliche Neigung zur Abnahme. Der niedrige Absolutwert der Lichtintensität scheint die Möglichkeit, die Erscheinung als eine durch die steigende Lichtmenge bedingte Tendenz zur Bildung von Sonnenblättern zu erklären, auszuschliessen. Redington (1929 *p.* 264) züchtete eine grosse Zahl von Pflanzen in Glühlicht und beobachtete denselben Rückgang der Blattgrösse bei der Steigerung der Beleuchtungszeit von 16 bis 24 Stunden. Auch die Lebensdauer der Blätter nahm im Dauerlicht bedeutend ab. Er führt die hier auftretenden Veränderungen auf verminderten Wasserzugang in den Geweben zurück, aber wahrscheinlich ist diese Erklärung

unzureichend. Eher könnten sie als Äusserungen von mehr oder weniger tiefgehenden Störungen des natürlichen Wachstumsrhytmus aufgefasst werden, die sich auch durch stark herabgesetzte Erzeugung von Trockensubstanz und pathologische Veränderungen zu erkennen geben können. Am besten sind dieselben bei der Tomate studiert worden (vgl. Åberg 1941 *p.* 37—40, 83 und ferner Lindenbein 1939, Pirschle & Wettstein 1940), wo in kontinuierlichem Kunstlicht Blattschäden in Form von gelben Flecken und Nekrosen auftreten, wie auch bei Gewächshauskulturen, die während des grösseren Teiles der Nacht Kunstlicht erhalten. Auch die Erzeugung von Trockensubstanz ist dabei oft herabgesetzt; ein Beispiel hierüber gibt uns Tab. 1. Die Blattflecke waren nach der kurzen Versuchszeit noch wenig hervortretend, was zeigt, dass die Assimilationsstörung primär sein kann und nicht nur eine Folgeerscheinung der Verminderung der effektiven Blattoberfläche sein muss.

In diesem Zusammenhang mag auch Bonniers (1895) viel besprochenes „étiolement vert" erwähnt werden. Er verglich die Anatomie von Pflanzen, die in Tageslicht gewachsen waren, mit solchen, die in kontinuierlichem Bogenlicht standen, und fand in letzterem Fall stark gehemmte Differenzierung; der Chlorophyllgehalt war gleichzeitig erhöht. Bonnier hielt die Kontinuität des Lichtes für die Ursache der Veränderungen, hebt jedoch hervor, dass die niedrige Intensität des Kunstlichtes wahrscheinlich mitgewirkt habe. Dieser Faktor wurde deshalb in einer Versuchsserie mit 12 bezw. 24-stündigem Bogenlampenlicht ausgeschaltet, und auch hierbei wird angegeben, dass die Differenzierung in diskontinuierlichem Licht am grössten war. Die kurzgefassten Beschreibungen wirken jedoch wenig überzeugend, und Maximow (1925) erhielt ein ganz entgegengesetztes Ergebnis.

C. Die Qualität.

Die Frage über die Einwirkung des farbigen Lichtes auf das Wachstum der Pflanzen war seit Senebiers Tagen Gegenstand einer sehr grossen Zahl von Untersuchungen. Ein wesentlicher Teil von diesen ist bei Teodoresco (1899 c, 1929), MacDougal (1903) sowie bei Popp & Brown (1936) angeführt. Die ältere Literatur kann in Kürze so charakterisiert werden, dass der qualitative Gesichtspunkt vorherrschend ist: man erwartet artverschiedene Wirkungen von den verschiedenen Spektralgebieten, und auf die Möglichkeit einer Komplikation durch eine gleichzeitige Intensitätsvariation wird keine Rücksicht genommen.[1] Als Beispiel erwähnen wir Morgen

[1] Eine frühe Ausnahme bildet Mayers Untersuchung (1867). Er züchtete Erbsen und Wicken unter gelbem Glas und ordnete eine Kontrolle in weissem Licht von gleicher visu-

(1877); er findet steigende Hypokotyllänge bei *Lepidium*-Keimlingen in der Reihe weiss → gelb → blau, scheint aber nicht daran zu denken, diese Erscheinung mit der Hypokotylverlängerung in schwachem weissen Licht, die er gleichzeitig studierte, in Zusammenhang zu bringen. In vielen Untersuchungen kommt hierzu der Umstand, dass man nicht entsprechende, vollausgebildete Organe vergleicht, sondern sich damit begnügt, summarisch den totalen Höhenzuwachs anzugeben. Unter solchen Umständen ist es keinesfalls überraschend, dass so gut wie alle erdenklichen Farbenserien als Ausdruck für die richtige Reihenfolge der Wirkung der verschiedenen Spektralgebiete auf das Längenwachstum aufgestellt worden sind. Einen Schlußsatz kann man jedoch bereits aus diesen widersprechenden Resultaten ziehen, und zwar, dass der Unterschied in der Wirkung der verschiedenen Farben nur gradmässig sein kann und dass Intensität und Qualität zumindest in vielen Beziehungen einander vertreten können. Von gewissem Interesse ist auch Trumpfs (1924 a) auf bloss qualitativen Versuchen begründete Ansicht, dass sowohl die Entwicklung der Kotyledonen, wie die Streckung des Epikotyls bei Keimlingen von *Phaseolus multiflorus* in rotem Licht stärker ist als in blauem.

In neueren Untersuchungen wurde in der Regel ein Ausgleich oder wenigstens eine Intensitätsmessung der verglichenen Strahlungsarten angestrebt. Von diesem Gesichtspunkt sind die Arbeiten von Klebs (1916/17) über Farnprothallien von bahnbrechender Natur, wenn auch die Messmethode (bolometrische Messung der Totalstrahlung unter den Filtern) nicht unanfechtbar ist. Auch in methodischer Hinsicht vollkommenere Arbeiten haben jedoch betreffs der stark begünstigten Zellen- und Prothallienstreckung in rotem Licht und der Notwendigkeit des kurzwelligen Lichtes für eine normale Prothallienentwicklung dasselbe Resultat ergeben. Nach Stephan (1928 a *p.* 433) soll es sich hierbei um einen reinen Qualitätseffekt handeln. Bei Pilzen scheint ebenfalls die normale Formbildung in der Regel von kurzwelligem Licht ausgelöst zu werden (vgl. S. 13).

Bei den Phanerogamen sind die Verhältnisse sicherlich bedeutend komplizierter. Es ist zwar eine gewöhnliche Auffassung, dass auch hier die morphogene Lichtwirkung ziemlich allgemein auf den kurzwelligen Teil des Spektrums lokalisiert sei, aber die Untersuchungen, die als Stütze für diese Ansicht angeführt werden (Schanz 1919, 1920, Popp 1926, Jacobi 1928, Pfeiffer 1928, Shirley 1929, Teodoresco 1929, Funke 1931; vgl. Popp & Brown 1936, Bünning 1939 *p.* 195, Went 1941 *p.* 94) haben in Wirklichkeit wenig Beweiskraft. Bevor wir diese Verhältnisse näher erörtern, mögen einige experimentelle Beiträge eingeschoben werden.

eller Intensität an. In der Kontrolle war die Erzeugung von Trockensubstanz niedriger, die Länge der Pflanzen gleich und die Internodienzahl etwas herabgesetzt.

Experiment IV (Limnologisches Laboratorium in Aneboda, Sommer 1938). Für die im 2. Teil beschriebenen ökologischen Studien über die Formvariation von *Lobelia Dortmanna* war es notwendig, einen Anhaltspunkt betreffs der Wirkungen verschiedener Spektralgebiete auf das Wachstum dieses Objektes zu gewinnen. Zur Prüfung der geläufigen Literaturangaben über stark vorherrschende Blau-Effekte schien eine Anordnung mit filtiertem Tageslicht völlig hinreichend zu sein.

Lobelia-Rosetten wurden am 24.6.1938 in 1—2 dm Tiefe im See Fiolen (Kajsevik) eingesammelt und in niedrige Aquarien eingepflanzt, die anfangs im Freien standen. Am 14.7. wurden sie auf eine Bank in einem der Glashäuser des Laboratoriums gestellt und mit Lichtfiltern an einem Gestell, dessen Konstruktion aus Abb. 3 hervorgeht, überdeckt. Die Filter bestanden aus homogenen Glasplatten in der Grösse 20 × 20 cm und wurden von

Tab. 8. Die Eigenschaften der bei Exp. IV verwendeten Lichtfilter. T = prozentuale Transmission des Tageslichtes innerhalb des Gebiets 400—700 mμ; vgl. Abb. 4 und 5. E = relative Energie innerhalb des Gebiets 400—700 mμ unter den verschiedenen Filtern; Tageslicht im Freien = 100. Die Grenzen des Transmissionsgebiets beziehen sich auf T-Werte von ca. 1 %; wo keine obere Grenze angegeben ist, liegt diese bei Wellenlängen > 3000 mμ.

Filter	Bezeichnung	T	E	Transmissions-gebiet	Farbe
Kein Filter	*0*	100	44		
NG 5, 2 mm	*2*	29,0	11	350—	Neutralgrau
» 3 »	*3*	16,1	6		
» 4 »	*4*	8,6	3		
Eternitscheibe	*d*	0	0		
BG 19, 2 mm	*hb*	84,0	32	290—900	Schwach bläulich
GG 11, »	*gb*	69,7	23	470—	Gelb
BG 25, 2 mm	*b*	20,0	7	300—510, 680—	Blau
VG 9, »	*g*	17,1	6	440—650, 950—	Grün
RG 1, »	*r*	25,2	8	600—	Rot
RG 9, 2 mm	*ur*	0	0	700—[1]	Schwarz (sehr dunkles rot)
UG 2, »	*uv*	0,3	0	290—400[2]	Schwarz (sehr dunkles purpur)

[1] Niedrige Transmission im Gebiete 1200—1800 mμ.

[2] Schwache Transmission über 680 mμ.

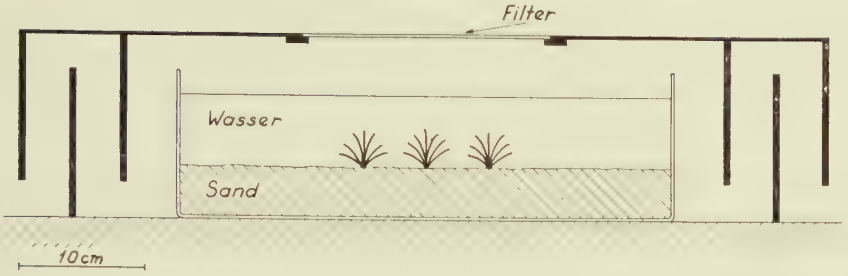


Abb. 3. Längsschnitt durch das Filtergestell und Aquarium mit *Lobelia*-Rosetten.

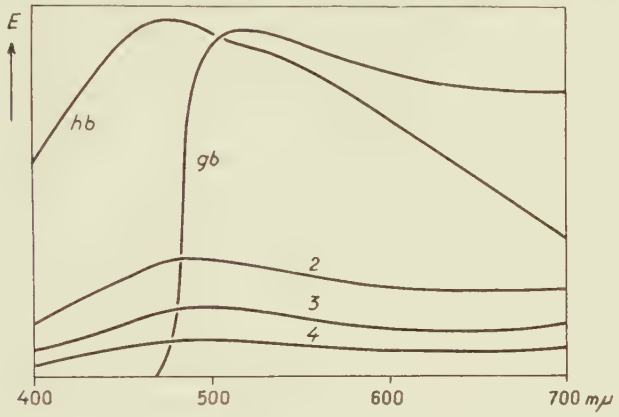


Abb. 4. Energieverteilung unter den in Exp. IV verwendeten Lichtfiltern.

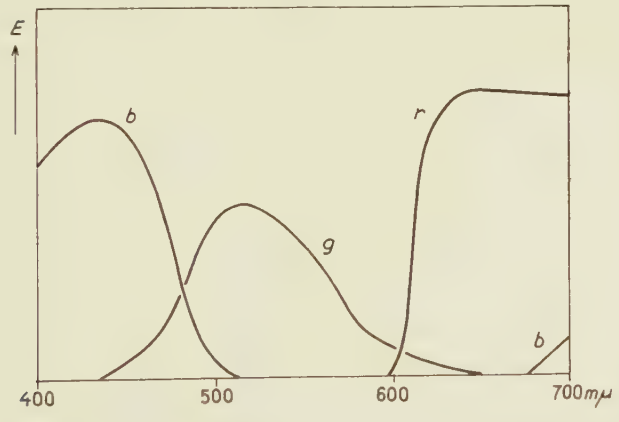


Abb. 5. Energieverteilung unter den in Exp. IV verwendeten Lichtfiltern.

der Firma Schott & Gen., Jena, geliefert. Ihre Bezeichnungen und Transmissionseigenschaften sind in Tab. 8 angegeben. In Abb. 4—5 wird die Energieverteilung der filtrierten Strahlungen veranschaulicht; zugrunde

liegt teils die durchschnittliche Energieverteilung von dem gegen eine horizontale Fläche einfallenden Tageslicht (nach TAYLOR & KERR 1941, vgl. S. 100), teils von der Fabrik ausgeführte Transmissionsmessungen der Glasfilter. Durch Bestimmung der Grösse der von den Kurven begrenzten Flächen wurde die durchschnittliche Transmission innerhalb des Gebietes 400—700 mμ (*T* in Tab. 8) erhalten. Nach Eintragung des Transmissionsfaktors des Glashauses, der mit dem Platze auf der Bank etwas variierte, sowie der Reflexionsverluste an den Filteroberflächen und der durch das Gestell verursachten Abschirmungsverluste wurde die relative Energie (*E*) innerhalb des betreffenden Gebietes erhalten. Bei der Durchführung dieser Berechnung wurde trüber Himmel vorausgesetzt, was den durchschnittlichen Verhältnissen ziemlich gut entsprechen dürfte.

Nach 6 Wochen wurde der Versuch abgebrochen und die Rosetten nach der auf S. 147 näher beschriebenen Methode gemessen. Die Kulturen *d*, *ur* und *uv* wurden etwas früher abgeschlossen als die übrigen, da die Rosetten hier eine Tendenz zum Absterben zeigten. Die Messungsresultate sind in Tab. 9 zusammengestellt. Die relative Länge der Blätter und ihre Veränderung in den Rosetten ist graphisch in Abb. 6—7 wiedergegeben; die Blattnummern werden akropetal (+) und basipetal (—) von einem am Beginn des Versuches (14.7.) mit einem Ring gekennzeichneten Blatte (das vierte sichtbare von der Spitze gerechnet, 8—15 mm lang) angegeben. Eine Auffassung über die absoluten Dimensionen der Blätter geben die in der Tabelle aufgenommenen Ziffern für Blatt Nr. 3+.

Die Kulturen *0*, *2*, *3*, *4* und *d* sollen eine Auffassung von der Wirkung der Intensitätsvariation bei unveränderter Qualität geben. Wie aus Abb. 6 hervorgeht, steigt die relative Blattlänge kräftig bei sinkender Intensität; ebenso steigt die absolute Blattlänge auf *3* und *4*, sinkt aber dann auf *d*. Das Optimum der Blattbreite liegt in bedeutend höherer Lichtintensität als das der Blattlänge. Einen ziemlich guten zahlenmässigen Ausdruck für die Stärke der morphologischen Reaktion in den verschiedenen Lichtintensitäten gibt die Differenz der relativen Länge von Blatt 2+ und 0. Die *d*-Kultur stand leider nicht auf der Bank, wo die übrigen Kulturen aufgestellt waren, sondern unter derselben. Hier herrschte vermutlich eine etwas niedrigere Durchschnittstemperatur, was den abweichenden Verlauf der Blattkurve erklären kann. Wahrscheinlich wäre sie bei völlig gleichwertigen Verhältnissen etliche Einheiten höher gelegen, im Niveau der *uv*- und *ur*-Kurven (Abb. 7). Diese zeigen ihrerseits, dass die Strahlung ausserhalb des Gebiets 400–700 mμ unter den herrschenden Verhältnissen jedenfalls kaum merkbar hemmend auf die Entwicklung von Blättern mit gesteigerter relativer Länge gewirkt haben kann.

Bei einer Orientierung der vorliegenden Art können wir daher von

Tab. 9. Lobelia-Rosetten, die unter non-selektiven oder farbigen Filtern vom 14.7. bis zum Datum der Messung gezüchtet wurden. *H* = Höhe, *W* = Weite der Rosetten in mm. Blattzahl: *b* = Zahl der lebenden basalen Blätter incl. Nr. 0; *a* = Zahl der akropetal von Nr. 0 entwickelten Blätter. *L* = Länge, *Br* = Breite in mm. Rel. L. 2—0 = Differenz in der relativen Länge zwischen Blatt Nr. 2 + und 0. Mittelwert für 9 Rosetten, falls nicht anders angegeben.

Filter	Datum d. Messung	*H*	*W*	Blattzahl		Blatt 3 +		Rel. L. 2—0
				b	*a*	*L*	*Br*	
0	24.8.	17	31	7,6	6,4	21	2,2	1,4
2	»	38	44	8,4	7,4	42	2,4	4,1
3	»	54	47	7,7	6,4	56	2,1	9,0
4	»[1]	57	42	7,6	5,6	55	1,8	13,4
d	20.8[2]	52	15	6,1	3,8	41	1,3	16,1
hb	25.8.	23	40	8,2	7,0	30	2,4	3,3
gb	»	26	35	7,8	5,2	29	2,4	2,5
b	»	48	37	7,7	6,4	47	1,9	8,7
g	»	50	34	6,8	4,9	49	1,9	10,2
r	»	37	35	7,8	5,7	38	2,4	3,9
ur	19.8.[3]	56	15	6,0	4,8	42	1,3	20,0
uv	13.8.[4]	60	21	7,5	4,3	43	1,3	16,8

[1] Die Blätter sind hellgrün, die jüngeren gleichbreit oder gegen die Spitze schmäler werdend.

[2] 1 Rosette ist tot; die Blätter sind aufwärts gerichtet, die jüngeren weiss mit grünen, etwas verbreiterten Spitzen.

[3] 1 Rosette ist tot; die Blätter wie in der *d*-Kultur, einige der jüngsten mit gelben, schmäler werdenden Spitzen.

[4] 3 Rosetten sind tot; die jungen Blätter sind bleichgrün.

den Energieverhältnissen innerhalb des erwähnten Spektralgebiets ausgehen. Wir vergleichen zuerst die Kulturen *hb* und *gb* und finden eine beinahe identische Reaktionsweise; der *E*-Wert liegt hingegen bei *gb* etwas niedriger, und von einer stark vorherrschenden streckungshemmenden Wirkung der kurzwelligen Strahlung kann keine Rede sein. Dasselbe Resultat gibt der Vergleich zwischen den *b*- und *r*-Kulturen: die bedeutend schwächere Reaktion in *r* kann kaum auf den unbedeutenden Intensitätsunterschied zurückgeführt werden, und eine stark überwiegende Streckungshemmung in Blau scheint ausgeschlossen zu sein. Die Strahlung in *g* und *b* scheint ungefähr gleichwertig zu sein. Das Resultat ist in Abb. 8

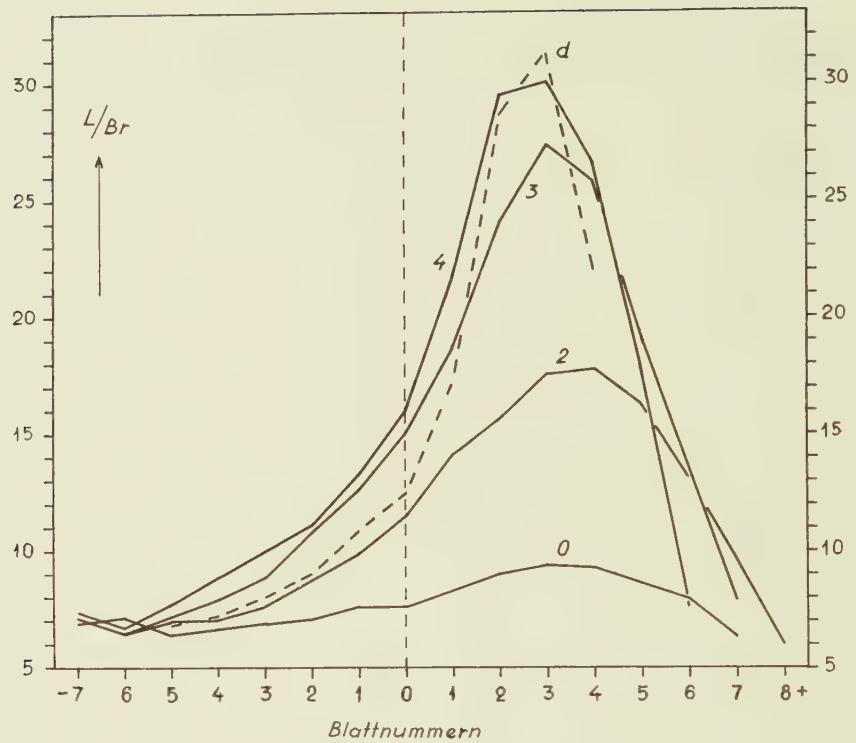


Abb. 6. Die Veränderung der relativen Blattlänge bei der Züchtung von *Lobelia*-Rosetten in weissem Licht von verschiedener Intensität.

zusammengefasst, wo die Differenz „Rel. L. 2—0" als Mass för die Reaktionsstärke angewendet wurde. *r* und *gb* liegen hier unter, *g*, *b* und *hb* über der ausgezogenen Linie, welche die für verschiedene Intensitäten von weissem Licht gefundenen Werte vereinigt. In kurzwelliger Strahlung würde mit anderen Worten die relative Längenentwicklung stärker, in langwelliger schwächer sein als in weissem Licht.

Nach diesen Erfahrungen zu schliessen, kann die streckungshemmende Wirkung des Lichtes also kein carotinoidsensibilisierter Prozess der Art sein, wie er für eine Anzahl von Fällen phototropischer Krümmung als wahrscheinlich angenommen wurde (vgl. Bünning 1939 *p.* 164). Eher macht er den Eindruck chlorophyllsensibilisiert zu sein, ungefähr wie die CO_2-Assimilation (vgl. Gabrielsen 1940, Åberg 1941 *p.* 14—16). Irgendwelche weitgehenden quantitativen Schlußsätze bezüglich der spektralen Empfindlichkeitsverteilung dürfen jedoch aus dem Versuch nicht gezogen werden; denn die Verwendung von Tageslicht als Lichtquelle bringt immer Verhältnisse mit sich, die sich schwerlich quantitativ präzisieren lassen.

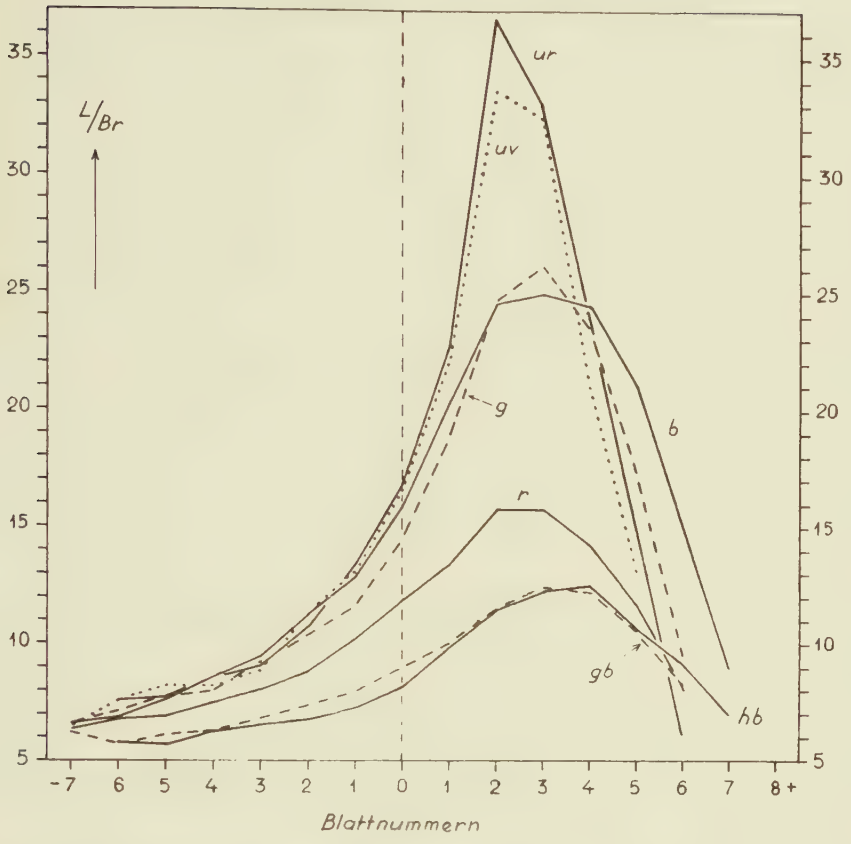


Abb. 7. Die Veränderung der relativen Blattlänge bei der Züchtung von *Lobelia*-Rosetten in Licht von variierender Qualität.

Im vorliegenden Fall wurde z. B. die durchschnittliche Zusammensetzung des Tageslichts auf einer horizontalen Fläche als Ausgangspunkt gewählt, und hierbei sind die Veränderungen, welche an Tagen mit klarem Himmel durch die Beschattung verursacht werden, nicht mit in Rechnung gezogen. Sie beinhalten jedoch nebst einer allgemeinen Senkung der relativen Lichtstärke eine Verschiebung der Energieverteilung gegen den kurzwelligen Teil des Spektrums und können deshalb die oben gegebene Deutung des Resultates nicht in Frage setzen. Hätten sie quantitativ angegeben werden können, wäre statt dessen die stärkere Streckungshemmung in langwelligem Licht noch deutlicher hervorgetreten.

Experiment V. Gewisse Erfahrungen bei Kunstlichtkultur der Tomate (Åberg 1941 *p.* 54. 85) sprechen ebenfalls gegen die gewöhnliche Annahme

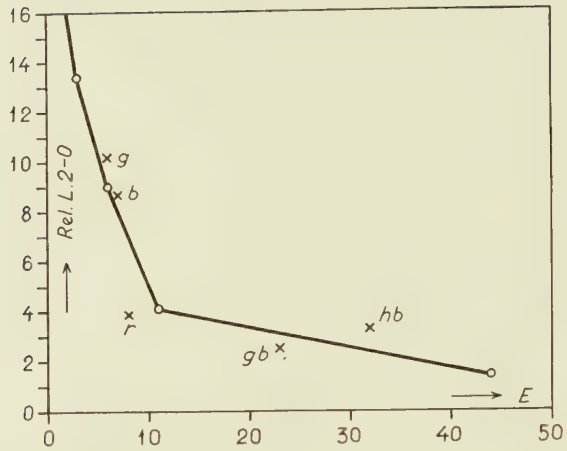


Abb. 8. Die Stärke der morphologischen Reaktion bei der Züchtung von *Lobelia*-Rosetten in weissem Licht von verschiedener Intensität (ausgezogene Linie) und in farbigem Licht.

einer Lokalisation der Streckungshemmung auf den kurzwelligen Teil des Spektrums. Die bei diesen Versuchen verwendeten Gasentladungslampen bieten u. a. den Vorteil, dass die Energie in kurzwelligem Ultrarot sehr niedrig ist und dass also die in mancher Hinsicht noch unaufgeklärten Wirkungen dieser Strahlung wesentlich eliminiert werden. Ein Versuch beim Ausschluss des Tageslichts war wünschenswert und wurde in Schränken durchgeführt, die den früher beschriebenen Photothermostaten ähnlich waren, jedoch keine Temperaturregulierung hatten.

Bezüglich der verwendeten Neon-, Natrium- und Quecksilberlampen wird auf Abb. 9 (vgl. weiter Åberg 1941) verwiesen. Die Lampenstrahlung passierte keine Wasserschicht, hingegen eine Glasscheibe. Die Neonröhre erstreckte sich über zwei Schränke mit verschiedener Aufstellungshöhe des Pflanzenmaterials. Die schwächere Intensität wird im folgenden mit *Ne I* bezeichnet und wurde auf dieselbe Energie im Wellenlängengebiet < 700 mμ eingestellt wie die Natrium- (*Na*) und Quecksilberstrahlung (*Hg*) (ca. 0,012 gcal/cm² min). Die höhere Intensität (*Ne II*) betrug 170 % von *Ne I* und war am ehesten mit einem Parallelversuch in Mischlicht(*M*) von derselben Art wie in Exp. I und II (Wasserfilter in Funktion, Intensität im angegebenen Gebiet ca. 180 % von *Ne I*) zu vergleichen. Die Energiemessungen wurden mit einem Photoelement nach Lange (mit Opalglasfilter) ausgeführt, welches gegen eine Thermosäule unter einer 20 mm dicken Wasserschicht kalibriert wurde, wobei die restliche Strahlung im Gebiet 700—1400 mμ (Ne ca. 17 %, Na ca. 16 %, Hg ca. 10 %, 500 W Glühlampe ca. 78 %) teils aus den zugänglichen Daten berechnet, teils

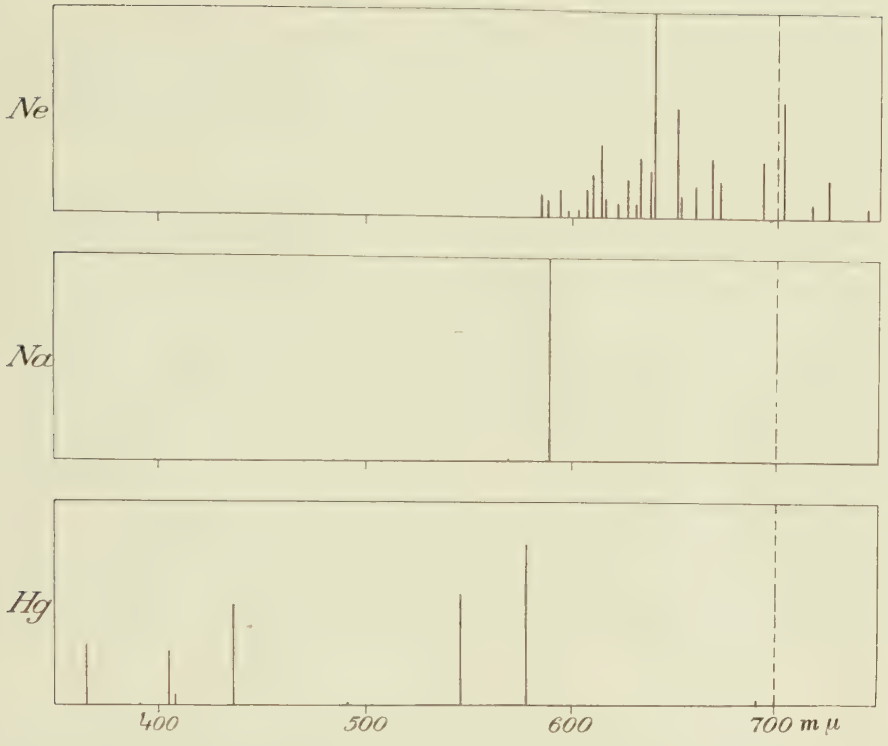


Abb. 9. Relative spektrale Energieverteilung für Licht der in Exp. V verwendeten Lampentypen (nach Åberg 1941 *p.* 22).

mittels Differenzenfiltermethodik (RG 8, 2 mm) gemessen wurde. Die Lichtstärke nahm vom Zentrum der beleuchteten Fläche zur Peripherie um ca. 10 % ab und stieg in der Vertikalen um 10 % per dm. Die Wirkung der horizontalen Variation wurde durch öfteres Umstellen der Pflanzen eliminiert. Die Beleuchtungszeit betrug 16 Stunden pro Tag (16—08 Uhr).

Die Schränke waren in demselben Kellerlokal aufgestellt wie die Photothermostate (S. 27), aber auf Grund der vorgerückten Jahreszeit überstieg die Tagestemperatur ziemlich oft die eingestellte Temperatur (16° C), wobei die Temperatur jedoch in sämtlichen Schränken parallel variierte. Während der Beleuchtungsperiode kamen kleinere, ziemlich konstante Unterschiede vor:

Hg	*Na*	*Ne I*	*Ne II*	*M*
t + 0,1	t + 0,4	t	t + 0,9	t°

Versuchspflanzen waren Tomate, Spinat, Salat und Erbse. Die drei ersteren wurden wie bei Exp. I behandelt. Die Erbsen wurden in grössere Töpfe ausgesät und in die Schränke gestellt, als die ersten Sprosse aus der Erde hervorzuspriessen begannen (vorher im Dunkeln). Die Resultate sind in Tab. 10—13 zusammengestellt.

Wir prüfen zuerst die Produktion von Trockensubstanz und finden bei dieser einen Verlauf, der mit dem erwarteten gut übereinstimmt: *Ne* > *Na* > *Hg* (vgl. Åberg 1941 *p.* 23). Bei Salat ist der Unterschied in *Hg* und *Na* unbedeutend, ein Umstand, der wahrscheinlich mit dem niedrigen Chlorophyllgehalt der hell-gelbgrünen Blätter und der dadurch bedingten Steigerung der Selektivität der Absorption zusammenhängt. In diesem Zusammenhang sei hervorgehoben, dass Hoover (1937) eine zweigipflige Spektralassimilationskurve für Weizenkeimlinge, die in Glühlicht aufgezogen wurden, fand; man kann annehmen, dass der Chlorophyllgehalt hierbei niedrig war (vgl. S. 54). Das höhere Trockengewicht der Tomatenpflanzen in *M* im Vergleich zu *Ne II* kann nicht auf die etwas höhere Lichtenergie zurückgeführt werden, welche von einer niedrigeren assimilatorischen Ausbeute mehr als kompensiert wird (Relativwert für *M* ca. 0,72, für *Ne* 0,98). Statt dessen müssen wir annehmen, dass eine struk-

Tab. 10. Tomatenjungpflanzen nach der Züchtung in verschiedenen Lichtqualitäten vom 5.6. bis 3.7.1941. Mittelwerte für 7 Pflanzen. Die Blätter und Internodien sind von der Basis der Pflanze numeriert. *AM* (Ausgangsmaterial): Höhe 76 mm, Länge des 2. Blattes 37 mm.

	AM	*Hg*	*Na*	*Ne I*	*Ne II*	*M*
Frischgewicht, mg	410	4 690	5 430	5 880	6 690	6 910
Trockengewicht, mg	34	249	343	405	718	781
» % [1]	8,2	5,3	6,3	6,9	10,8	11,3
Blattzahl (> 15 mm)	2,7	8,4	8,7	9,0	9,1	8,7
4. Blatt Länge, mm	—	180	222	214	186	182
4. Blatt Breite, »	—	119	144	142	136	127
5. Blatt Länge, »	—	177	212	210	200	185
5. Blatt Breite, »	—	112	128	130	130	124
3. Intern. Länge, mm	—	40	31	25	19	37
3. Intern. Durchm., mm	—	4,6	4,6	4.8	5,2	5,2
4. Intern. Länge, mm	—	37	31	27	20	43
4. Intern. Durchm., mm	—	4,1	4,3	4,4	4,9	4,8
Frischgew., Stamm/Blatt	—	8,5	5,6	5,2	4,3	6,9

[1] Mittelwert der für die einzelnen Pflanzen berechneten Werte; so auch in Tab. 11–12, 14–16.

Tab. 11. Spinatjungpflanzen nach der Züchtung in verschiedenen Lichtqualitäten vom 3.6. bis 20.6.1941. Mittelwerte für 7 Pflanzen.

			AM	*Hg*	*Na*	*Ne I*
Frischgewicht, mg			1 240	3 970	5 740	5 840
Trockengewicht, mg			79	219	317	352
» , %			6,3	5,5	5,7	6,0
Blattzahl (> 10 mm)			4,9	9,9	10,3	10,7
5. u. 6. Blatt	Stiel	Länge, mm	—	84	99	90
		Breite, »	—	1,9	2,1	2,2
		L/Br	—	44	47	41
	Spreite	Länge, mm	—	72	75	81
		Breite, »	—	37	37	44

Tab. 12. Jungpflanzen von Salat nach der Züchtung in verschiedenen Lichtqualitäten vom 4.6. bis 22.6.1941. Mittelwerte für 8 Pflanzen.

	AM	*Hg*	*Na*	*Ne I*
Frischgewicht, mg	350	2 170	2 310	4 060
Trockengewicht, mg	22	84	86	155
» , %	6,2	3,8	3,7	3,8
Blattzahl (> 10 mm)	3,6	8,0	8,6	9,5
4. Blatt, Länge/Breite, mm	20/—	127/49	147/49	156/57
	—	2,6	3,0	2,7
5. Blatt, Länge/Breite, mm	—	138/49	156/47	169/59
	—	2,8	3,3	2,9
Internod. 1–5., Länge, mm	—	18	32	27
» » Durchm., mm	—	2,9	2,5	3,3
» » Länge/Durchm.	—	6,4	12,7	8,2

turelle Eigentümlichkeit, die gegen Ende des Versuches stark hervortrat, an diesem Resultat mitgewirkt hat. Wie aus Abb. 10—11 hervorgeht, waren nämlich die Blattspreiten der *Na*- und *Ne*-Pflanzen stark epinastisch, und bei der hauptsächlich von oben einfallenden Strahlung muss dadurch die pro Einheit Blattfläche absorbierte Lichtenergie stark abnehmen. Auch bei den *Hg*-, *Na*- und *Ne I*-Pflanzen kann dieser Umstand mitgewirkt haben, aber offenbar hat er in der relativ kurzen Versuchszeit die vom assimilatorischen Effekt der Lichtqualität bedingte Ordnung bezüglich der Stärke der Trockensubstanzproduktion nicht umwerfen können.

Hg *Na* *Ne 1*

Abb. 10. Tomatenpflanzen nach Kultur in verschiedenfarbigem Licht. 1.7.1941.

Epinastisches Wachstum von Blattspreiten in rotem Licht wurde schon früh beobachtet (SACHS 1864); von späteren Verfassern stellte SCHANZ (1919) bei *Pelargonium*-Blättern unter rotem Glas eine glockenartige Wölbung fest, und SHIRLEY (1929 *p.* 188) gibt von Pflanzen, welche in Licht gezüchtet wurden, das von Strahlen mit Wellenlängen < 529 mμ frei war, an: „The leaves were badly rolled and often crinkled." ROODENBURG (1940 *p.* 318) erwähnt das Auftreten des Phänomens in Neonlicht. Es kann, wie wir unten sehen werden (S. 53), durch Zusatz von kurzwelliger Strahlung beseitigt werden. Inwieweit es auf gleiche Weise bedingt wird wie die im Dunkeln auftretenden Wachstumsstörungen der Blattspreiten

M *Ne II*

Abb. 11. Tomatenpflanzen nach Kultur in verschiedenfarbigem Licht. 1.7.1941.

(S. 19), ist ungewiss. — Epinastisches Blattwachstum tritt übrigens bei der Tomate auch bei Bormangel auf (Maier 1938), während starke Beschneidung eine hauptsächlich hyponastische Blatteinrollung hervorruft, die mit den geänderten Transportverhältnissen und Assimilatansammlung in den Blättern in Zusammenhang gesetzt wurde (vgl. Güssow 1921).

Der Gehalt an Trockensubstanz liegt als Folge der niedrigen Lichtintensität oft niedriger als bei dem im Gewächshaus gezüchteten Ausgangsmaterial; bei Tomate und Spinat variiert er parallel mit dem Trockengewicht pro Pflanze. Bei der Tomate wurde der Gehalt an Trockensubstanz in den Stengelteilen, Blattstielen und Blattspreiten getrennt be-

Tab. 13. Sämlingspflanzen von *Pisum sativum*, die in der Zeit vom 6.6. bis 18.6.1941 in verschiedenen Lichtqualitäten aufgezogen wurden. Bezeichnungen etc. wie in Tab. 5. $N = 10$.

	Länge der Internodien			
	1.	2.	3.	4.
Hg	22,1±1,5	37,7±3,5	85,9±1,3	78,7±3,2
Na	40,6±2,0	46,2±3,3	94,8±2,1	77,1±3,4
Ne I	34,8±2,6	44,6±0,9	86,9±3,1	77,2±3,7
Ne II	29,2±1,5	39,2±1,9	82,9±2,2	83,4±1,9
	Durchmesser der Internodien			
	1.	2.	3.	4.
Hg	2,22±0,03	1,82±0,04	1,86±0,04	1,88±0,04
Na	2,01±0,02	1,85±0,04	1,91±0,04	1,94±0,05
Ne I	1,99±0,02	1,81±0,02	1,76±0,03	1,78±0,03
Ne II	2,06±0,05	1,76±0,03	1,78±0,03	1,83±0,02
	Länge der			
	Blattstiele		Blättchen	
	3.	4.	3.	4.
Hg	21,4±1,1	26,0±1,6	24,3±0,6	25,1±0,8
Na	20,9±1,0	24,2±1,3	23,3±0,5	23,1±0,4
Ne I	21,2±0,8	26,2±0,8	22,3±0,7	21,3±0,5
Ne II	21,1±0.6	26,1±0,7	23,0±0,7	24,6±0,6

stimmt; die Relation (10 : 10 : 20) wechselt nur unbedeutend, und in Tab. 10 wurde deshalb nur die Durchschnittszahl für den ganzen Spross angegeben.

Hinsichtlich der Morphologie der Tomatenpflanzen bemerken wir die ziemlich konstante Anzahl der Blätter sowie deren gesteigerte Länge und Breite in *Na* und *Ne I*. Wahrscheinlich besteht keine Proportionalität zwischen diesen Dimensionen und der Grösse der Blattfläche; diesbezügliche Messungen würden auf Grund des epinastischen Wachstums grossen Schwierigkeiten begegnet sein und wurden deshalb nicht durchgeführt. Die Internodienlänge sinkt in der Serie $Hg > Na > Ne\,I > Ne\,II$ gleichzeitig wie der Durchmesser steigt; an Stelle einer Tendenz zu erhöhter Längenstreckung in langwelligem Licht finden wir also das Gegenteil. Auffallend ist die Stärke der Internodienentwicklung in *M* im Vergleich zu

Ne I und *II* (vgl. auch die Frischgewichtsverteilung an Stengel und Blätter). Hierbei kann möglicherweise die kurzwellige ultrarote Strahlung, die das Wasserfilter passiert, eine grosse Rolle gespielt haben. Alternativ müsste man der blauen und grünen Strahlung eine stimulierende Wirkung auf die Internodienentwicklung zuschreiben, was als unwahrscheinlich zu bezeichnen ist. Die starke Internodienstreckung in *Hg* kann mit der niedrigen assimilatorischen Wirkung des Quecksilberlichts in Zusammenhang gebracht werden; dieser Faktor kann hingegen bei dem Unterschied zwischen *M* und *Ne I* nicht entscheidend gewesen sein.

Auch bei Spinat und Salat bemerken wir die Abwesenheit jeder Proportionalität zwischen der Anzahl neugebildeter Blätter und der Produktion von Trockensubstanz. Bei Salat steigert sich die Blattlänge, aber nicht die Blattbreite, von *Hg* zu *Na*, während die grösseren *Ne I*-Blätter ungefähr dieselbe relative Länge haben wie die Blätter in *Hg*; die Internodienlänge zeigte starke individuelle Schwankungen, neigte jedoch in *Hg* zu einem Minimum. Bei Spinat variierte die Form der Blattspreiten nur unbedeutend, und ihre Grösse nahm von *Hg* zu *Ne I* zu; die relative Länge des Blattstieles war in *Na* am höchsten und in *Ne I* am niedrigsten.

Bei *Pisum sativum* ist in Hg-Licht die Längenstreckung des ersten Internodiums stark gehemmt und der Durchmesser etwas gesteigert; bei den folgenden Internodien wird die Entwicklung mehr und mehr gleichartig. Die Entwicklung der Blattspreiten ist in Hg-Licht vielleicht etwas begünstigt: hier war auch die Blattoberfläche am glattesten und wies nicht die netzartige Runzligkeit auf, die sich in den übrigen Fällen zeigte.

Experiment VI. Ein späterer Versuch hatte den Zweck, eine Lampenkombination auszuprobieren, welche das Aufziehen normaler Pflanzen in blossem Kunstlicht ohne die Benützung von Wasserfiltern oder ähnlichen Anordnungen zuliess. Er bestand aus 5 Parallelen mit einer Grundbeleuchtung von je 2 Stück Na-Lampen (Na 1000) und mit Zusatzlicht von einer Glühlampe (300 DL), einer Mischlichtlampe (HWA 500), Leuchtstofflampen (2 St. HNT 100), einer Quecksilberlampe (Hg Q 500) bzw. als Kontrolle einer Na-Lampe (Na 650), sämtliche Lampen „Osram"-Fabrikat. Zum Vergleich wurde dasselbe Pflanzenmaterial (Tomaten) u. a. in durch eine Wasserschicht filtriertem Glühlicht mit ungefähr der gleichen Energie unter 700 mμ (ca. 0,035 gcal/cm² min.) gezüchtet. Die Resultate werden in anderem Zusammenhang näher beschrieben werden, können aber dahingehend zusammengefasst werden, dass in Na-Hg-Licht Pflanzen von völlig normalem Tageslichthabitus erhalten wurden, während die Tendenz zum Blattrollen sich mit abnehmendem Gehalt an kurzwelliger Strahlung im Zusatzlicht steigerte. In Abb. 12 werden repräsentative Pflanzen der drei

extremsten Milieus wiedergegeben. Die Na-Pflanze zeigt starkes Blattrollen und ziemlich lange Internodien; die Na-Hg-Pflanze ist niedriger (der durchschnittliche Höhenunterschied ist jedoch nicht ganz so stark wie auf dem Bilde) und hat normal ausgebreitete, dunkelgrüne Blätter, während die in Glühlicht gezüchtete Pflanze in senkrechter Richtung stark entwickelt ist, einen kleinen Vorsprung in der Entwicklung aufweist (ca. 1 Blatt mehr pro Pflanze als in Na- und Na-Hg-Licht) und flach ausgebreitete gelbgrüne Blätter besitzt. Die Temperatur war bei der Glühlichtkultur ein paar Grade höher, was zu der stärkeren Streckung und Entwicklungsgeschwindigkeit beigetragen haben kann; wahrscheinlich hat aber auch die starke Strahlung in kurzwelligem Ultrarot, welche das Wasserfilter durchdringt, hierbei eine Rolle gespielt. Inwieweit diese die Ursache zu der schwächeren Chlorophyllfärbung der Blätter ist (vgl. Johnston 1932) kann nicht mit Bestimmtheit entschieden werden. Derartige Wirkungen der Strahlung im Gebiet 600—700 mμ sind nämlich nicht ausgeschlossen, jedoch kaum wahrscheinlich, da eine Schwächung der Chlorophyllfärbung bei den *Ne I* oder *Ne II*-Pflanzen in Exp. V nicht festgestellt werden konnte. — Bei den oben beschriebenen Kulturen wurden ca. 4 cm hohe Jungpflanzen als Ausgangsmaterial verwendet, von deren Blättern 3—4 eine Länge von > 10 mm hatten; gleichzeitig wurden u. a. Sämlingskulturen ausgeführt, die das gleiche Resultat zeigten.

Nach den jüngst beschriebenen Versuchen zu urteilen, scheint die spektrale Verteilung der morphogenetischen Wirkung des Lichtes sehr kompliziert zu sein. Der Energieausgleich unter den verschiedenen Lampen hat nur Anspruch auf approximative Richtigkeit, und die Grenzziehung für das Wellenlängengebiet, welches ihm zu Grunde gelegt werden soll, ist gewissermassen willkürlich. Diese Schwierigkeiten können jedoch nicht die Ursache zu den verschiedenen Reaktionstypen sein, die wir bei den unter identischen Verhältnissen gezüchteten Versuchspflanzen in Exp. V antreffen. Bei der Tomate fanden wir in Hg-Licht stärkere Internodienstreckung als in Ne-Licht, während das Verhalten bei den ersten Internodien der *Pisum*-Pflanzen, sowie wahrscheinlich auch bei Salat, umgekehrt war. Die Annahme eines Zusammenspiels trophischer und blastischer Lichtwirkungen liegt dabei nahe (Klebs 1917 a *p.* 111). Bei den ersten Keimungsstadien der *Pisum*-Pflanzen spielt die Kohlensäureassimilation wahrscheinlich eine unbedeutende Rolle, und eine blastische, spezifisch blauempfindliche Hemmung des Streckungswachstums könnte entscheidend sein. Die Tomatenpflanzen sind hingegen von ihrer Assimilationstätigkeit abhängig, und deren Umfang könnte von bedeutendem morphogenen Effekt sein. Ferner könnte die Art der Pigmentierung der reagierenden

Gl *Na-Hg* *Na*

Abb. 12. Tomatenpflanzen nach einmonatiger Kultur in Glühlicht (*Gl*), Natrium-Quecksilberlicht (*Na-Hg*) und reinem Natriumlicht (*Na*). Exp. VI.

Organe von Bedeutung sein, indem z. B. die Empfindlichkeit für Rot mit dem Chlorophyllgehalt stiege. Wie wir in der Fortsetzung sehen werden, gibt es jedoch Fälle, wo rotes Licht stärker hemmend auf die Streckung wirkt als blaues und grünes, selbst bei so geringen Mengen, dass eine trophische Wirkung ausgeschlossen ist, sowie bei chlorophyllfreien Organen.

Zunächst werden wir uns jedoch bei den oben (S. 39) erwähnten Untersuchungen etwas aufhalten, die gewöhnlich als Stütze für die Annahme

einer generellen Lokalisation der morphogenetischen Wirkungen des Lichtes auf den kurzwelligen Teil des Spektrums auch bei Phanerogamen angeführt werden. Schanz (1919, 1920) beobachtete immer stärkeres Längenwachstum bei sukzessiver Wegfiltrierung des kurzwelligen Teiles des Tageslichts; er führte jedoch keinen Intensitätsausgleich oder auch nur Intensitätsmessungen durch, und der grössere Teil der Effekte, die er beschreibt, kann als Resultat von Intensitätsvariationen gedeutet werden. Um diese Möglichkeit auszuschalten, versuchte Jacobi (1928) bei einem gleichartigen Experiment, welches auch Züchtung in Kunstlicht einschloss, die Strahlungsintensität auszugleichen. Er verwendete hierbei gemischtes Hg- und Glühlicht, welches durch das ultraviolettopake „Euphosglas" von Schanz bzw. durch Uviolglas filtriert wurde; die Strahlung unter 300 mμ wurde durch eine dünne Scheibe aus gewöhnlichem Glas eliminiert. Eine thermoelektrische Messung ergab 1,58 mal höhere Transmission bei dem Uviolglas, weshalb der Lichtstrahl, der dieses passierte, in entsprechendem Grade abgeblendet wurde; nach der Filtrierung und Abblendung wurden die beiden Strahlen von matten weissen Flächen gegen das Pflanzenmaterial reflektiert. Da der Ausgleich der zum Grossteil ultraroten Totalstrahlung galt und da die spektrale Transmissionsverteilung der Gläser unbekannt ist, kann eine Gleichheit bezüglich der Strahlungsintensität im Gebiete 700—300 mμ nicht als sicher angenommen werden. Die Resultate, welche eine etwas höhere Trockensubstanz-Produktion sowie einen verminderten Spross/Wurzel-Quotient hinter Uviolglas zeigen, können daher ebensogut auf höherer totaler Intensität im genannten Gebiet wie auf einem spezifischen Ultravioletteffekt beruhen.

Popp (1926) benutzte, ebenso wie Schanz, Glasfilter, die einen sukzessiv zunehmenden Teil des kurzwelligen Spektralgebiets ausschalteten. Die Lichtintensität wurde visuell gemessen (Macbeth Illuminometer, footcandles), was in diesem Zusammenhang keinen Sinn hat, und der Schlusssatz, dass die Abwesenheit von kurzwelligem Licht dieselben Effekte hervorruft wie eine sehr starke Reduktion der Lichtstärke, ist daher unbegründet. Die Resultate können hingegen mit Wahrscheinlichkeit gerade auf eine Herabsetzung der totalen Lichtenergie unter den Gläsern, welche den blauen Teil des Spektrums wegfiltrieren, zurückgeführt werden, eine Annahme, die durch den hier auftretenden, oft starken Rückgang des Trockengewichtes pro Pflanze bestärkt wird. Pfeiffer (1928) und Shirley (1929) arbeiteten ebenso wie Popp in den „spectral houses" des Boyce Thompson Institutes, doch mit dem Unterschied, dass eines von diesen mit blauem Glas versehen war. Die visuellen Intensitätsangaben werden mit Werten für die Energie der Totalstrahlung, die in dem blauen Hause stark herabgesetzt ist, vervollständigt. Pfeiffer fand sehr niedrige ana-

tomische Differenzierung bei den hier gezüchteten Pflanzen und zog den Schluss, es sei „impossible to dissociate the effects of quality and intensity of light in this house". Shirley suchte den Intensitätsunterschied durch Beschattung auszugleichen und fand die Pflanzen in langwelligem Licht (> 529 mμ) „tall and weak, thus suggesting etiolated plants in appearance", während diejenigen, die sich unter blauem Glas befanden, kurze Internodien aufwiesen. Bei gleicher totaler Strahlungsenergie muss jedoch die Lichtenergie in Blau bedeutend höher gewesen sein als unter dem blau-absorbierenden Glas, wo die ultrarote Strahlung einen hohen Prozentsatz der totalen Strahlung ausmacht. Dieser Umstand kommt auch in dem in Blau grösseren Trockengewicht pro Pflanze zum Ausdruck.

Teodoresco publizierte 1929 eine umfassende Arbeit, die ausser Keimstadien von Lebermoosen und Farnen auch ungefähr 10 Phanerogame behandelt und deren Resultat dahin zusammengefasst wird, dass man in langwelligem Licht stets „des caractères anormaux qui les rapprochent de la croissance à l'obscurité" beobachtet, während kurzwelliges Licht desselben Energieinhalts in seiner Wirkung bedeutend stärker dem Tageslicht gleicht. In der Mehrzahl der Versuche kamen Senebier'sche Glocken mit Kaliumbichromatlösung, bzw. ammoniakalischer Kupfersulfatlösung zur Anwendung. Die Konzentrationen wurden durch thermoelektrische Messungen in Glühlicht (*l. c. p.* 217—219) so angepasst, dass die Totalstrahlung unter der Bichromatschicht + 15 cm reinen Wassers ungefähr doppelt so stark war wie unter der Schicht von ammoniakalischer Kupfersulfatlösung. Der Schlußsatz, dass „la quantité d'énergie radiante lumineuse" im ersteren Falle zweimal grösser sei, kann jedoch nicht gutgeheissen werden, da bedeutende Mengen von kurzwelliger ultraroter Strahlung das verwendete Wasserfilter passieren. Wenn wir das uns zunächst interessierende Gebiet auf 400—700 mμ fixieren, kann die Energie in beiden Fällen am ehesten als gleichwertig angenommen werden, und da die Glocken später in Tageslicht angewendet wurden, muss als Folge der hier abweichenden spektralen Energieverteilung der Energieinhalt des blauen Lichtes bedeutend höher gewesen sein als der des roten Lichtes. Da ferner Temperatureffekte (starke, nicht näher spezifizierte Temperaturerhöhungen in den Glocken, *l. c. p.* 284) und Effekte der ultraroten Strahlung nicht ausgeschlossen sind, und da die Experimente mit Glasfiltern dieselben Schwächen haben, wie sie hier bezüglich der Flüssigkeitsfilter angeführt wurden, scheinen die vorgebrachten Belege für eine stärkere photomorphotische Wirkung des blauen Lichtes ziemlich diskutabel zu sein.

Funke (1931) verwendete eine Methodik, die in der Hauptsache der bei Exp. IV (S. 40) beschriebenen entspricht. Die Versuche umfassten Parallelen in grauem, rotem, grünem und blauem Licht mit ungefähr der-

selben Energie im Gebiet 400—700 mμ; im Durchschnitt war wohl die Energie in Blau am niedrigsten. Ihr Absolutwert muss sehr niedrig gewesen sein, denn die Kulturen waren hinter einem Nordfenster aufgestellt, und die Filtertransmission belief sich auf höchstens 1/4. Viele der untersuchten Pflanzen zeigten kein oder nur unbedeutendes Wachstum, während andere in sämtlichen 4 Fällen gleich stark etiolierten (*l. c. p.* 443). Nur die Fälle, bei denen die Entwicklung am normalsten in blauem Licht verlief, werden zur näheren Behandlung aufgenommen. Die quantitative Beschreibung der Reaktionen der Pflanzen ist jedoch auch betreffs dieser nicht sehr eingehend, und die individuellen Variationen waren in manchen Fällen sehr hervortretend (vgl. *l. c. p.* 458—459). Die Resultate scheinen unter diesen Umständen als Stütze für den generellen Schlußsatz, dass die Entwicklung in rotem und grünem Licht wie im Dunkeln vor sich geht, während sie in blauem Licht sich den normalen Verhältnissen nähert, nicht zureichend zu sein.

Die Streckung des *Avena*-Mesokotyls (1. Internodium) bildete lange ein in seinen Ursachen sehr unklares Phänomen. Schliesslich wurde jedoch festgestellt, dass Beleuchtung in den ersten Keimungsstadien einen stark hemmenden Effekt hatte, und dass rotes Licht hierbei sehr wirksam war. Sorgfältige Studien über die Spektralverteilung des Effektes (Johnston 1937, Goodwin 1941) zeigten eine im Gebiet 600—700 mμ maximale Hemmung. Das Mesokotylwachstum im Dunkeln kann in anatomischer Beziehung sowohl auf Zellteilung als auf Zellstreckung zurückgeführt werden. Die hemmende Wirkung des Lichtes auf die Zellteilung kann nicht als sekundäres, von einer primären Streckungshemmung bedingtes Phänomen gedeutet werden (Avery, Burkholder & Creighton 1937 b). Die Unabhängigkeit der beiden Prozesse von einander geht u. a. aus dem Umstand hervor, dass eine Lichtbehandlung, die die Zellteilung vollständig verhindert, gesteigerte Zellenlänge mit sich bringen kann (Araki 1939, Goodwin 1941). Die Hemmung der Mesokotylstreckung kann also in zwei Phasen eingeteilt werden, von denen die Hemmung der Zellteilung die lichtempfindlichere ist. Die oben erwähnten Untersuchungen über die spektrale Verteilung des Effektes wurden mit sehr niedrigen Lichtstärken und Lichtmengen ausgeführt und beziehen sich wahrscheinlich vorzugsweise auf die Teilungshemmung. Es wurde geltend gemacht, dass die Streckungshemmung des Mesokotyls im Licht auf verminderter Auxinzufuhr beruhe (Went 1927 *p.* 76, u. a.). Ein gemeinsamer Auslösungsmechanismus für die zwei unabhängigen Teilprozesse ist jedoch unwahrscheinlich, und wenigstens die äusserst lichtempfindliche Teilungshemmung dürfte auf andere Weise bedingt sein (Goodwin 1941). Die Hemmungswirkung kann von der Koleoptilspitze basipetal geleitet werden, ist aber

bei Beleuchtung des unteren Teiles der Koleoptile oder des oberen Teiles des Mesokotyls am stärksten (Araki & Hamada 1937).

Bünning (1941 *p.* 3) gibt an, dass bei jungen Keimlinge von *Sinapis alba* „auch orangerotes Licht etiolementsverhindernd wirkt, und zwar fast ebenso stark wie blaues. Grünes Licht wirkt deutlich weniger stark. Irgendein qualitativer Unterschied in den mit blauem und den mit orangerotem Licht bestrahlten Pflanzen war nicht feststellbar." Bei älteren Pflanzen soll hingegen nur kurzwelliges Licht etiolementsverhindernd wirken. Die angewandten Lichtsorten hatten den gleichen Energieinhalt. Die Wirkung von Strahlung mit einem optischen Schwerpunkt von ca. 700 oder ca. 750 mμ war schwach und lag innerhalb der Fehlergrenzen. McIlvaine & Popp (1940) züchteten Keimlinge von *Brassica rapa* in verschiedenen Lichtqualitäten; die Totalstrahlung unter den Filtern wurde thermoelektrisch ausgeglichen. Da eine Korrektion für den wahrscheinlich variierenden Ultrarotgehalt dabei nicht durchgeführt wurde, können keine sicheren quantitativen Schlüsse aus den Versuchen gezogen werden. Die relative Intensität der Hypokotylstreckung unter den verschiedenen Filtern variierte mit der benutzten Lichtquelle; in einigen Fällen war sie stärker in Violett (380—482 mμ) als in Rot (610—685 mμ), in anderen umgekehrt; in Grün (465—600 mμ) war sie regelmässig am stärksten. Went (1941) und Withrow (1941) haben bei Versuchen mit Keimlingen von *Pisum sativum*, *Phaseolus vulgaris* etc. gefunden, dass der Hemmungseffekt bei der Internodienstreckung kontinuierlich von Rot zu Blau sinkt. Withrow gibt einen starken morphologischen Effekt von Strahlung im Gebiet 680—ca. 1200 mμ an, in welcher hingegen Chlorophyll nur in Spuren gebildet wurde. Bei hoher Intensität ergab auch das Gebiet 720—ca. 1200 mμ merkbare morphologische Veränderungen, während solche in Strahlung über 800 mμ ausblieben.

Die verwendeten Lichtmengen waren bei den angeführten Untersuchungen über die Streckung der Dikotyl-Internodien relativ klein. Beobachtungen betreffs der Zellenzahl und Zellendimensionen wurden nicht durchgeführt. Da aber das Etiolement der Internodien ziemlich allgemein von sowohl gesteigerter Zellenzahl wie gesteigerter Zellenlänge (S. 18) abhängig zu sein scheint, ist es nicht ausgeschlossen, dass die beobachtete Spektralverteilung des Hemmungseffekts hier wie beim *Avena*-Mesokotyl sich in der Hauptsache auf die Zellteilung beziehen kann.

Betreffs der stimulierenden Wirkung von schwachen Lichtdosen auf die Blattentwicklung gibt Went (1941) und ebenso Withrow (1941) maximale Effektivität von langwelligem Licht an; selbst Strahlung über 680 mμ ergibt nach Withrow wohlentwickelte, aber gelbliche Blattspreiten. Bei Bünnings (1941) Versuchen nahm die Breite der Kotyledonen

parallel mit der Abnahme der Hypokotyllänge zu. Auch in weit vorgeschrittenen Stadien wird das Wachstum der Blattspreiten sowohl von Zellteilungen als von Zellstreckung bedingt, und das Dunkel hemmt vorzugsweise den letzteren Prozess (PRANTL 1873, PAPEN 1935). Die Lichtstimulation würde also hauptsächlich auf gesteigerter Zellstreckung beruhen. — Wenigstens bei der späteren Entwicklung des Blattes müssen wir jedoch in Übereinstimmung mit den in Exp. V und VI gemachten Beobachtungen annehmen, dass das kurzwellige Licht von wesentlicher Bedeutung sein kann; worin seine Wirkung besteht, kann gegenwärtig nicht entschieden werden.

Es liegt nahe, einen Vergleich zwischen der aktivitätsauslösenden Wirkung des langwelligen Lichtes bei dem Wachstum der Blattspreiten, dessen entsprechenden Effekt bei der Lichtkeimung (vgl. BÜNNING 1939 *p.* 16—21) sowie dessen positiv begünstigender Wirkung auf die Zellstreckung bei den Keimungsstadien von *Pteris longifolia* (KLEBS 1916 *p.* 42) anzustellen; im Dunkeln hört ihr Wachstum nach ca. 24 Stunden ganz auf. Bei der Lichtkeimung wird ein chlorophyllsensibilisiertes System als fördernd angesehen, während ein u. a. carotinsensibilisiertes System hemmend wirken soll. Es ist in diesem Zusammenhang von Interesse, dass die spektrale Effektivitätsverteilung bei der Auslösung der Blattspreitenentwicklung nach WENTS Angaben auf die Wirksamkeit eines chlorophyllartigen Pigments deutet. WENT (1941 *p.* 93) glaubt auf Grund der verschiedenen spektralen Abhängigkeit bei dem betreffenden Prozess und der Chlorophyllbildung sowie auf Grund der Erfahrungen über die morphogenen Effekte von kurzdauernden Beleuchtungsperioden (S. 26) nicht annehmen zu können, dass es sich um Chlorophyll handelt. Wenn Spuren von Chlorophyll hinreichend sind, können jedoch diese Argumente nicht entscheidend sein. Ob die Ähnlichkeit betreffs der Spektralabhängigkeit bei der Lichtförderung von Blattentwicklung, Keimung etc. auf gleichartige Reaktionsmechanismen hinweist, kann jedenfalls nur durch fortgesetzte Untersuchungen klargestellt werden.

Die Frage betreffs der Wirkung der verschiedenen Spektralgebiete auf das Wachstum der höheren Pflanzen hat sich also als ziemlich kompliziert erwiesen. Eine nähere Analyse scheint vor allem einen Vergleich der Reaktionen einer Anzahl von Versuchspflanzen bei mehreren verschiedenen Intensitäten vorauszusetzen, wobei die morphologischen Beobachtungen mit Messungen von Zellendimensionen und Zellenzahl vervollständigt werden müssen. Derartige Untersuchungen konnten im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht durchgeführt werden. Unter Hervorhebung der Unvollständigkeit unserer Kenntnis über die hierher gehörenden Erscheinungen mag jedoch eine provisorische Zusammenfassung gemacht werden:

1. Bei der Beseitigung des extremen Dunkeletiolements durch schwache Lichtdosen ist das langwellige Licht am wirksamsten. Die Internodien-Verkürzung beruht hierbei wenigstens in gewissen Fällen auf einer gehemmten Zellteilung, während die Rolle der Zellstreckung unaufgeklärt ist. Die gesteigerte Entwicklung der Blattspreiten dürfte auf einer Stimulation der Zellstreckung beruhen.
2. Bei der Entwicklung von Pflanzen mit reichlichem Reservestoffvorrat in stärkerem Licht dürfte wenigstens in gewissen Fällen der kurzwellige Teil des Spektrums die stärksten Effekte hervorrufen. Die Erfahrungen bezüglich des Phototropismus bei z. B. der *Avena*-Koleoptile und dem *Pilobolus*-Sporangiophor unterstützen die Annahme von carotinoid-sensibilisierten Lichtwirkungen auf das Wachstum, und die Photomorphosen bei Pilzen und Farnprothallien werden vielleicht von ähnlichen Reaktionssystemen ausgelöst (vgl. Bünning 1939 *p.* 163, 164, 195). Bei Phanerogamen (und Moosen, vgl. S. 15) dürften sie jedoch selten oder niemals vorherrschend sein. Die Forscher, die im Dunkeln und in rotem Licht gleichartige Entwicklung angeben, haben ihre Resultate übertrieben, und in vielen Fällen haben sicherlich Intensitätseffekte eine grosse Rolle gespielt. Man kann in erster Linie annehmen, dass die carotinoid-sensibilisierten Prozesse eine Hemmung der Streckung der Internodienzellen bedingen. Ihre Funktion beim Blattwachstum ist ungewiss, aber die Notwendigkeit einer bestimmten Menge kurzwelliger Strahlung für die flache Ausbreitung der Blattspreite z. B. bei der Tomate kann als sicher angesehen werden.

Die eingehendsten Untersuchungen über die spektrale Verteilung der phototropischen Empfindlichkeit beziehen sich auf chlorophyllfreie Organe (vgl. Buy & Nuernbergk 1935 *p.* 476—488), aber auch für chlorophyllhaltige Keimlinge ist exklusive Blau-Empfindlichkeit angegeben worden (*Raphanus sativus*, Overbeek 1933 *p.* 553; *Sinapis alba*, Bünning 1937 *p.* 599; bezüglich Chlorophyllgehalt und Empfindlichkeit bei beleuchteten *Avena*-Koleoptilen vgl. Overbeek *l. c.*, Bünning *l. c.* *p.* 591, 593, Atkins 1936 *p.* 201). Solange die de Candolle-Blaauw'sche Theorie über die Natur der phototropischen Krümmung akzeptiert wurde, lag es natürlich nahe, diese Erfahrungen auf die übrigen Wachstumsphänomene zu übertragen, und dies dürfte in wesentlichem Masse zu der allgemeinen Ansicht über die generelle Lokalisation der photomorphotischen Wirkungen auf den kurzwelligen Teil des Spektrums beigetragen haben. Die Parallelisierung von phototropischen und photomorphotischen Phänomenen ist jedoch in vielen Fällen undurchführbar, und eine Verschiedenheit in deren spektraler Empfindlichkeit kann deshalb nicht als unwahrscheinlich angesehen werden. Es muss auch be-

achtet werden, dass nicht einmal bezüglich des Phototropismus das rote Licht völlig unwirksam ist. Krümmungen von grünen Keimlingen in rotem Licht wurden in mehreren älteren sowie in neueren Untersuchungen festgestellt (*Lepidium sativum* etc., Atkins 1936; *Helianthus annuus*, Bünning 1937 *p.* 600), aber die Wirksamkeit dürfte nur ein Bruchteil von der des blauen Lichtes sein.

3. Bei Farnprothallien nimmt Klebs ausser einem blau-empfindlichen, blastischen Reaktionssystem, welches sich durch Streckungshemmung und damit verbundene Zellteilung äussert, auch ein bei höherer Lichtstärke hervortretendes, auf dasselbe Resultat hinzielendes, trophisches Reaktionssystem an. Bei *Osmunda regalis* soll dieses letztere System sogar ganz vorherrschen (1917 b *p.* 86, 92). — Die in Exp. IV—V gemachten Erfahrungen sprechen für die Annahme eines derartigen trophischen Reaktionssystems auch bei Phanerogamen. Bei den Lichtstärken, welche in diesem Zusammenhang in Frage kommen, muss angenommen werden, dass die unter 1 erwähnten Reaktionen auch in kurzwelligem Licht maximalen Umfang erreicht haben, während in ausschliesslich langwelligem Licht auf Grund des Ausbleibens der unter 2 erwähnten, exklusiv blau-empfindlichen Prozesse bisweilen Störungen auftreten können.

Eine generelle Regel für die Wirkung der Lichtqualität auf das Wachstum der Phanerogamen kann also nicht aufgestellt werden. Das Licht greift sicher auf mehrere verschiedene Arten ein, und die Frage nach der Qualitätsabhängigkeit ist deshalb mit den Versuchen, die physiologische Natur der photomorphotischen Reaktionssysteme festzustellen, nahe verbunden. Es wird noch lange dauern, bevor wir eine vollständige Kenntnis dieser Prozesse gewonnen haben, aber eine Zusammen- und Gegenüberstellung der oft stark entgegengesetzten Ansichten kann dennoch am Platze sein. Wir müssen hierbei ständig mit dem Vorhandensein mehrerer photomorphotischer Reaktionssysteme rechnen und jeden Versuch, das gesamte Erfahrungsmaterial in ein einziges Schema zu pressen, als aussichtslos betrachten.

V. Die photomorphotischen Reaktionsmechanismen.

Der Lichtfaktor beeinflusst mehr oder weniger stark eine grosse Anzahl physiologischer Prozesse, von denen die Mehrzahl vermutlich auf die eine oder andere Weise in den Wachstumsverlauf eingreift. Eine systematische

Prüfung der photophysiologischen Erscheinungen aus diesem Gesichtspunkt kann hier jedoch nicht in Frage kommen, sondern wir müssen uns damit begnügen, gewisse Gebiete herauszugreifen, von denen angenommen werden kann, dass sie in besonders nahem Zusammenhang mit der Photomorphose stehen. Zuerst werden wir uns etwas bei den sekundären oder korrelativen Wirkungen von variierten Lichtverhältnissen aufhalten.

A. Korrelative Momente in der Photomorphose. Fortleitbare und lokale Lichtwirkungen.

Wenn man den Gedanken an eine allgemein wachstumsverzögernde Wirkung des Lichtes durchführen will, so ergibt sich im entgegengesetzten Verhalten der Internodien- und der Blattentwicklung im Etiolement eine Schwierigkeit, deren nächstliegende Lösung in der Annahme besteht, dass das Kleinbleiben der Blattspreiten im Dunkeln ein sekundärer Effekt ist, der z. B. durch die übermächtige Nahrungskonkurrenz von Seite der Stengelteile bedingt wird (Mer 1875, C. Kraus 1879, Berthold 1904 *p.* 187, u. a. m.; vgl. ferner S. 76). Versuche mit Verdunkelung der Stengel allein, bzw. der Blätter, sprechen jedoch gegen diese Annahme. Godlewski (1879) gibt eine gewisse Korrelation zu, die die lokalen Lichtwirkungen bei *Raphanus*-Keimlingen verstärkt, während Frank (1892 *p.* 395), Trumpf (1924 a) und Went (1941 *p.* 88) eine rein lokale Wirkung der Beleuchtung bei *Phaseolus*- und *Pisum*-Keimlingen angeben. In frühen Entwicklungsstadien mancher Keimlinge kann jedoch möglicherweise eine Beleuchtung der Kotyledonen allein herabgesetzte Auxinabgabe von diesen und damit verminderte Streckung des Hypokotyls hervorrufen (S. 68). Bernheim (1930) hat Wachstumsbeobachtungen bei Verdunkelung der Blätter oder der Stengelteile durchgeführt; da aber das Material zu klein war, um individuelle Variationen zu eliminieren, scheinen keine bestimmten Schlussfolgerungen daraus gezogen werden zu können. G. Kraus (1869) meinte, gestützt auf die Beobachtung einer Deformation bei einem zur Hälfte verdunkelten *Vitis*-Blatt, dass die Lichtwirkung auch innerhalb eines abgegrenzten Organs rein lokal sei. Ratwenhoff (1878) und Trumpf (1924 a) sind jedoch diesbezüglich zu anderen Resultaten gekommen.

In gewissen Fällen dürften aber korrelative Wirkungen eine hervorragendere Rolle spielen. So hängt z. B. der niedrige Ausbildungsgrad der Leitbündel in etiolierten Stengeln wahrscheinlich mit dem ausgebliebenen Wachstum der Blätter zusammen (Kraus 1869, Kolda 1937), und die relativ schwache Entwicklung des Wurzelsystems bei gänzlich verdunkelten Pflanzen muss als indirekter Effekt bezeichnet werden (vgl. S. 18, 75);

bei *Bruguiera*-Keimlingen ist die Entwicklung des Sprosses im Dunkeln gehemmt, und das Wurzelsystem entwickelt sich hierbei normal (Simon 1921). Bei *Avena*-Keimlingen hat Hamada (1931) durch Beleuchtung in verschiedenen Altersstadien einen korrelativen Zusammenhang zwischen dem Wachstum der verschiedenen Organe nachweisen können; das Primärblatt scheint von einer direkten Lichtreizung wenig beeinflusst zu sein (vgl. auch Vogt 1915 *p.* 264), aber sein Längenwachstum zeigt ein erstes Optimum in Zusammenhang mit der Mesokotylhemmung und ein weiteres in Zusammenhang mit der bei Beleuchtung in späteren Altersstadien eintretenden Koleoptilhemmung.

In nahem Zusammenhang mit den erwähnten Erscheinungen steht die Frage über die Fortleitung von photomorphotischen Wirkungen von einem Teil der Pflanze auf einen anderen. Dass die Kotyledonen möglicherweise in gewissen Fällen eine lichtbedingte Streckungshemmung auf das Hypokotyl übertragen, wurde schon erwähnt. Hinsichtlich der Lichthemmung der Mesokotyle von Gramineenkeimlingen beobachtete schon Fitting (1907) eine basipetale Reizleitung von der Koleoptile aus bei u. a. *Panicum miliaceum*; die Koleoptilspitze nimmt hierbei keine Sonderstellung betreffs der Empfindlichkeit ein, wie dies beim Phototropismus der Fall ist. Auf die gleiche Weise verhält sich *Avena* (S. 58). — Eine photoperiodisch bedingte Tendenz zur Blütenbildung kann von einem Teil des Sprosses zu einem anderen geleitet werden, wobei es sich wahrscheinlich um den Transport sog. Blühhormone handelt (S. 21).

In diesem Zusammenhang sind ferner die Erfahrungen bezüglich des sog. partiellen Etiolements (vgl. MacDougal 1903 *p.* 3, 223, 290) von grossem Interesse. Durch seine Beobachtungen über das Wachstum verdunkelter Sprosse auf im übrigen beleuchteten Pflanzen kam Sachs (1865 a, 1882 *p.* 647; vgl. auch Amelung 1894) zu der Auffassung, dass das typische Etiolement auf die Abwesenheit bestimmter, für die Organbildung notwendiger Stoffe beruhe; wenn solche von beleuchteten Teilen zugeführt werden, kann die Formbildung im Dunkeln beinahe normal vor sich gehen. Frank (1892 *p.* 396) konnte Sachs' Beobachtungen nicht bestätigen und betont den rein lokalen Charakter der Lichtwirkung. Von späteren Untersuchungen seien besonders diejenigen von Teodoresco erwähnt. Er fand bei partiellem Etiolement eine morphologische und anatomische Ausbildung des Sprosses, die eine Zwischenstellung zwischen der normalen Lichtform und dem typischen Etiolement einnahmen, und meint, dass bestimmte, in den beleuchteten Teilen gebildete Stoffe zu den verdunkelten Sprossteilen transportiert werden, wo sie die Formbildung beeinflussen (1899 a *p.* 435) ebenso wie auch die Fähigkeit des Stengels, sich um eine Stütze zu winden (1925 *p.* 368). Sowohl betreffs Sachs' als auch Teo-

DORESCOS Beobachtungen kann jedoch der Einwand erhoben werden, dass die Wirkung von kurzdauernden Beleuchtungsperioden nicht ausgeschlossen wurde und dass diese Wirkung an und für sich genügend ist, um die beobachteten Effekte zu erklären (S. 26). Unter diesen Umständen kann eine akropetale Fortleitung von Substanzen, welche normale Form und Struktur bedingen, nicht als bewiesen angesehen werden.

Die partielle Dunkelkultur kann auch so ausgeführt werden, dass die Spitze eines etiolierten Sprosses ins Licht geleitet wird. Wenn die Lichtwirkungen von Stoffen vermittelt werden, die basipetal wandern können, wären hierbei Veränderungen bei dem verdunkelten Sprossteil zu erwarten, welche denjenigen entsprechen, die bei direkter Beleuchtung von etiolierten Sprossteilen auftreten (vgl. MACDOUGAL 1903 *p.* 295—299, SCHÖNFELD 1914, KOLDA 1937). Solche scheinen jedoch nicht einzutreten (HOMMER 1926 *p.* 30—38).

Es wäre auch zu erwarten, dass die eventuellen Träger der Lichtwirkungen sich durch Zufuhr von Press-Saft normaler Lichtpflanzen an Dunkelkulturen nachweisen liessen. COUPIN (1920) glaubte auf Grund derartiger Versuche annehmen zu müssen, dass in grünen Blättern streckungshemmende Stoffe gebildet werden und dass das Etiolement des Stengels auf deren Abwesenheit beruhe. PRIESTLEY & EWING (1923) konnten jedoch diese Resultate nicht bestätigen, und TRUMPF (1924 b) machte es wahrscheinlich, dass die beobachtete Hemmung mit dem höheren osmotischen Wert des Preßsaftes von Lichtpflanzen in Zusammenhang stand.

Die photomorphotischen Wirkungen scheinen also zu einem wesentlichen Teil rein lokal zu sein. Bei der Erklärung derartiger Erscheinungen liegt es nahe, primäre Wirkungen auf den physikalisch-chemischen Zustand des Plasmas und der Zellwände anzunehmen, welche dann in zweiter Linie zu mehr oder weniger tiefgehenden Änderungen im Verlaufe des Wachstums und Stoffwechsels führen. Lichtwirkungen auf die Permeabilitäts-, Viskositäts- und Dehnbarkeitsverhältnisse, auf die bioelektrischen Potentiale etc. sind bekannt (vgl. z. B. BURKHOLDER 1936 *p.* 20, 49, LUNDEGÅRDH 1940 *p.* 386, OPPENOORTH 1941 *p.* 296), aber ein sicherer Einblick in deren Natur ist noch nicht vorhanden. Unter Hinweis auf deren stark hypothetischen Charakter mögen jedoch einige einschlägige Gedankengänge erwähnt werden.

Eine lichtbedingte Permeabilitätssteigerung kann den Wachstumsverlauf eventuell dadurch beeinflussen, dass die Verteilung der notwendigen Baustoffe und Regulatoren geändert wird. Interessant ist in diesem Zusammenhang u. a. VIEHMANNS (1938 *p.* 424) Beobachtung, dass streckungshemmende Substanzen viel schneller aus beleuchteten *Helianthus*-Hypokotylstücken diffundieren als aus verdunkelten.

Priestley (1926 *p.* 168) fasst seine Ansichten über die Natur des Etiolements folgendermassen zusammen: „The main morphological and structural features of etiolation are determined by a redistribution of meristematic growth at the shoot apex, consequent upon the greater difficulty experienced by the meristem in drawing nourishment from the vascular supply because, when growing in the dark, the walls between vascular strands and meristem are rendered relatively impermeable by the retention in them of the protein and fatty substances that form the surface of the protoplast." Das Licht soll die Freimachung der erwähnten Substanzen und deren Wanderung zur Oberfläche des Sprosses katalysieren (1925 *p.* 282).

Schon früh wurde die hemmende Wirkung des Lichtes auf das Streckungswachstum der Zellen mit einer vermuteten Verminderung der Viskosität des Plasmas bzw. der Dehnbarkeit der Zellwände in Zusammenhang gebracht (Vines 1878 b, Godlewski 1879). In der modernen Literatur ist der Gedankengang bei Overbeek (1933 *p.* 613) näher ausgeführt, der eine direkte Lichtwirkung auf die Ladung der Mizellen der Zellwand annimmt, wodurch die Dehnbarkeit herabgesetzt würde. Die Ladungsänderung kann bei anderen Ausgangsverhältnissen möglicherweise auch einen entgegengesetzten Effekt bekommen, und eine auf solche Weise bedingte Herabsetzung der Spannung im äusseren, konvexen Wandabschnitt der Schliesszellen wurde als mögliche Erklärung gewisser Momente im Reaktionsmechanismus der Spaltöffnungen angeführt (vgl. Stålfelt 1929 *p.* 330). Die komplizierten Verhältnisse, die uns bei den Lichtwachstumsreaktionen mit ihren Latenzperioden, Hemmungs- und Stimulationsphasen begegnen (vgl. Dillewijn 1927, Went 1941), scheinen jedoch schwerlich an Hand solcher Annahmen erklärt werden zu können.

Hier seien auch die sog. Erregungsvorgänge erwähnt (vgl. Umrath 1937, Bünning 1939). Sie werden von ganz verschiedenen Faktoren ausgelöst, u. a. vom Licht, und können vielleicht das erste Glied in gewissen photomorphotischen Mechanismen darstellen. Umrath (1937 *p.* 12) zeigte, dass im Schatten gezüchtete Exemplare von *Mimosa pudica* durch oft wiederholtes Schütteln eine Form erhielten, die hinsichtlich der Internodienlänge und Verzweigung zu der Sonnenform tendierte, und nahm an, dass dies durch eine streckungshemmende Erregungssubstanz bedingt sei. Bei Dunkelkultur von *Phaseolus*-Keimlingen kann ebenfalls die exzessive Stengelstreckung durch intermittente, mechanische Reizung gedämpft werden (Bünning 1941). Die Lichtwirkungen bei der Beseitigung des Etiolements der höheren Pflanzen scheinen jedoch zu einem grossen Teil spezifisch zu sein (so blieben z. B. die Blätter in Bünnings Experiment klein), und dieser Umstand macht es schwer, eventuellen, auf allerlei Weise auslösbaren Erregungsprozessen eine wesentlichere Rolle zuzuschreiben.

B. Von den Auxinen vermittelte Lichtwirkungen.

Die bei der Erforschung des Phototropismus entdeckten Auxine haben sich als ausserordentlich wichtige Hilfsmittel für die Klarlegung des Mechanismus des Streckungswachstums überhaupt erwiesen, und natürlicherweise wurden an die Möglichkeiten der Auxinforschung, Licht über die Natur der photomorphotischen Prozesse zu breiten, grosse Erwartungen geknüpft.

Bezüglich der streckungsfördernden Wirkung der Auxine sei hier auf neuere Arbeiten von Amlong (1939), Diehl *et al.* (1939), Heyn (1940), Burström (1942 b) und Ruge (1942) hingewiesen. Allgemein wird angenommen, dass die Wirkung wenigstens teilweise in einer Steigerung der plastischen Dehnbarkeit der Zellwand besteht, welche durch gesteigerte Quellung der pektinartigen Intermizellarsubstanz (Ruge) und Schwächung der Bindungen zwischen den Zellulosemizellen bedingt wird. Eine Zelle mit Röhrenstruktur dehnt sich am leichtesten in longitudinaler Richtung (Diehl *et al.* 1939 *p.* 784, Heyn 1940 *p.* 564), wobei die Orientierung der Mizellen auf Grund der Spannungsverteilung beibehalten wird. Bisweilen geht die Streckung anfangs unter Verringerung der Dicke der Zellwand vor sich, aber Einlagerung von neuen Zellulosemizellen kommt wenigstens in den etwas späteren Stadien hinzu, und es kann angenommen werden, dass sie hierbei aktiv an der Streckung teilnimmt. Bei hoher Auxinkonzentration können vermutlich die Mizellen leicht aneinander entlang gleiten, und die Spannungsverteilung begünstigt da vorzugsweise das transversale Wachstum (Diehl *et al.* 1939 *p.* 791; vgl. Amlong 1939 *p.* 437); ferner kann möglicherweise angenommen werden, dass hohe Auxinkonzentration die Einlagerung von neuen Mizellen hemmt (Burström). — Borgström (1939 b) hat, von der Annahme ausgehend, dass die Richtung des Auxintransportes als solche auf das Wachstum der Zellwand einwirke, eine Reihe morphogenetischer Hypothesen aufgestellt. Da diese Annahme unbewiesen und unwahrscheinlich ist (vgl. Diehl *et al.* 1939 *p.* 716, 760, Borriss 1943 *p.* 342, 351), haben wir keinen Anlass uns mit den betreffenden Gedankengängen näher zu befassen.

Soweit die Streckung in einer passiven Dehnung der Zellwand besteht, muss natürlich der Turgordruck mitwirken, aber dessen quantitative Rolle dürfte früher (vgl. z. B. Laurent 1907) bedeutend überschätzt worden sein. Dies geht u. a. daraus hervor, dass sein Wert während des lebhaftesten Streckungswachstums sinken kann, wobei die Senkung durch eine Dehnbarkeitssteigerung überkompensiert wird (Ruge 1942 *p.* 574). Bei Weizenwurzeln fand Burström (1942 a *p.* 9) „dass das Streckungswachstum überhaupt nicht mit regelmässigen Schwankungen des Turgordrucks ursächlich verbunden ist".

In den etiolierten Stengelorganen sind die Zellen in der Regel stark verlängert, oft aber auch erweitert (S. 18). Dies, ebenso wie die Hemmung der Ausbildung der Seitensprosse, könnte auf eine hohe Auxinkonzentration deuten, welche im Optimum für die longitudinale Streckung oder etwas darüber liegen würde. Tatsächlich hat jedoch eine Reihe von Untersuchungen (Overbeek 1933, Navez 1933, Thimann & Skoog 1934, Avery 1935, Haan & Gorter 1936, Avery *et al.* 1937 a) rasch sinkenden Auxingehalt bei verdunkelten Pflanzen gezeigt, doch wurden hierbei leider keine parallelen Wachstumsmessungen ausgeführt. Die Neubildung von Auxin scheint an dieselben Bedingungen geknüpft zu sein wie die Kohlensäureassimilation (Avery *et al.*). Bei *Raphanus sativus* fand Overbeek (1933 *p.* 571), „dass sehr junge Kotyledonen von etiolierten und Gewächshauspflanzen ziemlich grosse und etwa gleiche Wuchsstoffmengen abgeben", aber dass die Menge dann bei den etiolierten Pflanzen bedeutend schneller abnimmt; bei Dunkeladaptation sinkt die Auxinabgabe der Kotyledonen ebenfalls, doch nur wenn die Keimlinge ein Alter von mehr als 5 Tagen erreicht haben.

In gewissen Fällen wird jedoch angegeben, dass das Licht den Auxingehalt herabsetzen kann. Bei täglicher Bestrahlung von jungen Keimlingen von *Brassica rapa* fand Popp & McIlvaine (1937) eine Verminderung sowohl der Auxinabgabe von den Kotyledonen als der Hypokotyllänge. Ultraviolette Quarzlampenstrahlung war dabei besonders wirksam (inwieweit direkte Schäden auftraten, wird nicht erwähnt), aber später wurden auch mit sichtbarem Licht von Wellenlängen über 600 mμ augenscheinliche Effekte erzielt (McIlvaine & Popp 1940). Ähnliche Resultate erhielt Bünning (1941) mit jungen Keimlingen von *Sinapis alba*; die Bestrahlung der Kotyledonen allein kann angeblich die Hypokotylstreckung ebenso stark herabsetzen wie die Bestrahlung der ganzen Pflanze; nähere Daten über dieses Verhalten wurden jedoch leider nicht publiziert. Die herabgesetzte Auxinabgabe wurde als bedingt durch eine Auxin-Inaktivierung gedeutet, aber da es sich möglicherweise ebensogut um Veränderungen in der Aktivierungs- oder Freisetzungsgeschwindigkeit des Auxins handeln kann, ist ein solcher Schlußsatz nicht bindend.

In diesem Zusammenhang seien auch Laibachs Untersuchungen über die Krümmungen, welche bei *Cucumis*-Keimlingen bei Verdunkelung des einen Kotyledons auftreten, erwähnt. Eine Auxin-Inaktivierung in dem beleuchteten Kotyledon wäre hierbei eine denkbare Erklärung, doch scheint Laibach in seiner letzten Arbeit (1941) eine vorübergehende Steigerung der Auxin-Produktion in dem verdunkelten Kotyledon für wahrscheinlicher zu halten.

Betreffs der *Avena*-Koleoptile fand Katunskij (1936) einen direkten

Zusammenhang zwischen steigender Beleuchtungszeit, sinkender Auxinabgabe und abnehmendem Längenwachstum und hob die Bedeutung dieses Zusammenhangs für die Erklärung der photomorphotischen Effekte hervor. Seine Resultate können jedoch schwerlich mit Sierps (1918) Beobachtungen über die lichtbedingten Änderungen im Verlauf der grossen Periode dieses Objekts in Übereinstimmung gebracht werden, und gegen die generelle Gültigkeit der behaupteten schnellen Herabsetzung der Auxinabgabe nach kurzdauernder Beleuchtung spricht ferner die Existenz von positiven langen Lichtwachstumsreaktionen (Vogt 1915, Dillewijn 1927). Oppenoorth (1941) fand bei Verwendung von Extraktionsmethodik eine Steigerung der Auxinmenge in der Koleoptilspitze nach Beleuchtung mit höheren Lichtmengen. Wir müssen ferner bedenken, dass die Totallänge des *Avena*-Keimlings eine zusammengesetzte Grösse bildet; sie nimmt mit zunehmender Beleuchtung ab, aber die Koleoptillänge kann hierbei gesteigert sein (Lange 1929, Hamada 1931).

In Lösungen oder in Agar sind die Auxine photostabil (Went 1927 *p.* 62, Koningsberger & Verkaaik 1938, Stewart & Went 1940). Auch während des Transportes durch ein Stück *Raphanus*-Hypokotyl (Overbeek 1933 *p.* 582) oder *Avena*-Koleoptile (Stewart & Went 1940) wird das Auxin durch sichtbares Licht nicht inaktiviert. Ultraviolette Strahlung von einer Hg-Quarzlampe setzt hingegen die Aktivität der Auxinpräparate in Agar rasch herab (Burkholder & Johnston 1937, McIlvaine & Popp 1940), und es besteht kein Anlass, eine ähnliche Inaktivierung innerhalb der Pflanze zu bezweifeln; ob sie durchgeführt werden kann, ohne dass andere Schäden auftreten, muss jedoch dahingestellt bleiben. Auxin-a steht mit seinem Lakton in Gleichgewicht, und es ist dieses, das durch uv-Strahlung in inaktives Lumi-Auxin-a-Lakton überführt wird (Koningsberger 1936, Koningsberger & Verkaaik 1938). Das reichliche Vorkommen eines neutralen Wuchsstoffes, der wahrscheinlich mit Auxin-a-Lakton identisch ist, in etiolierten Pflanzenteilen im Verhältnis zu grünen (Larsen 1939) kann daher möglicherweise auf das Vorkommen einer Auxin-Inaktivierung auch in Tageslicht deuten.

Eine solche könnte durch Mitwirkung von Sensibilisatorsubstanzen zustande kommen, und bei Versuchen *in vitro* hat sich Carotin als in dieser Beziehung wirksam erwiesen (Schuringa 1941, siehe Oppenoorth 1941 *p.* 292). Es wurde angenommen, dass derselbe Prozess *in vivo* stattfinden kann, wobei man sich hauptsächlich auf Messungen der Auxinmenge in der Spitze der *Avena*-Koleoptile stützte, sowie auf Unterschiede des Krümmungsverlaufs von dekapitierten Koleoptilen bei der Applikation von Auxin-a und Heteroauxin. Stewart & Went (1940) extrahierten das Auxin aus beleuchteten bzw. unbeleuchteten Koleoptilspitzen und

fanden die Menge in den ersteren herabgesetzt. Eine eingehendere Studie wurde von OPPENOORTH (1941) ausgeführt. Bei niedriger Lichtmenge fand er eine anfängliche Herabsetzung der extrahierten Auxinmenge um 30—40 %, aber bei grösseren Beleuchtungsmengen stieg die Auxinmenge unmittelbar. Er nimmt an, „that also here a part of the auxin is inactivated, but that this inactivation immediately is overbalanced by an increase of the auxin content. This increase cannot be but a synthesis either a production or an activation or a liberation of auxin" (*l. c. p.* 339). Die Wirkung des Lichtes auf die Auxinverhältnisse in der Koleoptilspitze würde also, nach diesen Erfahrungen zu schliessen, mindestens eine zweifache sein.

OVERBEEK (1936 a) studierte die Krümmung nach einseitiger Applikation von Auxin auf dekapitierte *Avena*-Koleoptilen. In den Fällen, wo angenommen werden konnte, dass die Kopeoptilen auxinfrei waren, ergab Heteroauxin dieselbe Krümmung im Dunkeln und in allseitiger Beleuchtung, während die Krümmung bei Anwendung von Auxin-a im Licht schwächer war, was auf eine Photoinaktivierung deuten soll. Ein Studium des Krümmungsverlaufs (1936 b) zeigte, dass die anfängliche Lichthemmung bei niedriger Auxinkonzentration rasch in eine Stimulation überschlägt, was auf ein erhöhtes Reaktionsvermögen der beleuchteten Zellen auf Auxin zurückgeführt und mit der positiven Phase der kurzen Lichtwachstumsreaktion parallelisiert wird. Diese und andere Komplikationen vermindern natürlich die Beweiskraft der Versuche. KONINGSBERGER & VERKAAIK (1938) arbeiteten mit auxinfreien Koleoptilen, auf welche Auxinpräparate allseitig aufgetragen wurden. Bei der folgenden Exposition in einseitigem Licht blieben die mit Heteroauxin versehenen Koleoptilen gerade, während bei der Verwendung von Auxin-a eine schwache positive Krümmung eintrat, die als Folge einer Auxin-Inaktivierung in der Lichtflanke gedeutet wird. LAIBACH (1938) erhielt jedoch bei allseitiger Heteroauxin-Zufuhr an dekapitierte *Cucumis*-Keimlinge stark gesteigerte phototropische Krümmungen und erklärt das Resultat der erwähnten Autoren als einen nur unter besonderen Bedingen realisierbaren Fall. Die behauptete Inaktivierung von Auxin-a in dekapitierten *Avena*-Koleoptilen scheint ferner zu STEWART & WENT's (1940) oben angeführten Resultaten betreffs der Lichtstabilität des *Avena*-Auxins während des Transports in Gegensatz zu stehen.

OVERBEEK erklärte ursprünglich seine diesbezüglichen Erfahrungen betreffs des Transportes im *Raphanus*-Hypokotyl sowie dessen negative Lichtwachstumsreaktion durch die Annahme, „dass das Reaktionsvermögen der Pflanzen für Wuchsstoff im Lichte geringer ist als im Dunkeln" (1933 *p.* 595). BUY (1933 *p.* 878) gibt ebenfalls an, dass das Reaktions-

vermögen auf Auxin bei den Zellen der *Avena*-Koleoptile im Licht herabgesetzt sei, und DORFMÜLLER (1938 *p.* 460) fand bei der Behandlung mit Heteroauxinlösung langsamere Steigerung der Dehnbarkeit bei beleuchteten als bei verdunkelten *Tradescantia fluminensis*-Internodien. THIMANN & SKOOG (1934) applizierten Agarwürfel mit von *Rhizopus*-Kulturen erzeugtem Auxin (Heteroauxin) auf dekapitierte und defoliierte *Vicia Faba*-Stengel und fanden ungefähr doppelt so rasches Wachstum im Dunkeln als im Licht. Eine Steigerung der Empfindlichekti für u. a. Heteroauxin nach einer einige Tage währenden Verdunkelung wurde von ZIMMERMAN & HITCHCOCK (1936) beobachtet. Eine Paste mit einer Konzentration, die nach Applikation auf den Blattstiel beleuchteter Tomatenpflanzen negative Krümmung ergab, verursachte bei Dunkelpflanzen positive Krümmung (Hemmung des longitudinalen Wachstums). THIMANN & SCHNEIDER (1938 *p.* 278) liessen *Avena*-Koleoptile in weissem Licht, rotem Licht und im Dunkeln auswachsen. Danach wurden isolierte Koleoptilzylinder in Heteroauxinlösungen von optimaler Konzentration gelegt. Das weitere Wachstum fand im Dunkeln statt und war bei dem früher beleuchteten Material stark herabgesetzt.

Zusammenfassend können wir sagen, dass die Einwirkung des Lichtes auf die Auxinverhältnisse in den Pflanzen sich als ziemlich verwickelt erwiesen hat. Eine Inaktivierung unter Mitwirkung von Carotin, eventuell auch von Chlorophyll (BÜNNING 1941), ist denkbar, aber nicht sicher bewiesen und kommt wahrscheinlich nur für das in den Zellen gebundene, nicht aber für das frei bewegliche Auxin in Frage (STEWART & WENT 1940). In grünen Pflanzenteilen dürfte sie in der Regel (Ausnahme: sehr junge Kotyledonen) von einer lichtbedingten Auxinproduktion mehr als kompensiert werden. Auch die Aktivierung oder Freisetzung von Auxin in der Spitze der *Avena*-Koleoptile wird vom Licht beeinflusst, möglicherweise sowohl in hemmender als in fördernder Richtung. Obwohl die Möglichkeit, dass eine Auxininaktivierung als einer der photomorphotischen Reaktionsmechanismen mitwirkt, offen gelassen werden muss, kann ihr bis auf weiteres keine hervorragendere Rolle beigemessen werden. Dafür spricht u. a. der meist rein lokale Charakter der Lichtwirkungen. Das Kleinbleiben der Blattspreiten im Dunkeln scheint weder auf zu geringer noch auf zu hoher Auxinmenge beruhen zu können: die Kotyledonen sehr junger Keimlinge geben, wie oben erwähnt wurde, die grösste Auxinmenge im Dunkeln ab, während in den folgenden Altersstadien das entgegengesetzte Verhalten eintritt. Eine lichtbedingte Auxininaktivierung in den Wurzeln intakter Pflanzen, bei denen der Auxingehalt als supraoptimal angenommen wird, sollte eine Wachstumssteigerung mit sich bringen, während jedoch die Beobachtungen in der Regel eine Hemmung zeigen (S. 18).

Der Schwerpunkt muss unter diesen Umständen auf „das Reaktionsvermögen auf Auxin" verlegt werden, d. h. auf andere Wachstumsfaktoren als Auxin. Eine Herabsetzung dieser Reaktionsfähigkeit im Licht geht u. a. aus den Experimenten mit Heteroauxin hervor, wo eine Photoinaktivierung überhaupt nicht in Betracht gezogen wurde. Die starke Nachwirkung der Beleuchtung zeigt, dass es sich hierbei nicht allein um einen reversiblen physikalisch-chemischen Effekt auf die Dehnbarkeit der Zellwände handeln kann.

Dass andere Faktoren als die Auxinmenge begrenzend auf das Streckungswachstum wirken können, wurde schon von Went (1927) hervorgehoben, indem er das Wachstum der *Avena*-Koleoptile als bedingt von den Faktoren *W.* (Wuchsstoffmenge) und *Z. S. M.* (Zellstreckungsmaterial) auffasste. Faktoren, die die Aufnahme von Wasser, osmotisch wirksamen Substanzen und Baumaterial für die Zellwände und das Plasma regulieren, können offenbar die Zellstreckung beeinflussen. Schneider (1938) hat gezeigt, dass die Zuckermenge eine wichtige Komponente des *Z. S. M.*-Faktors bildet. Es gibt ferner nichts in den aktuellen Hypothesen über den Mechanismus des Streckungswachstums, das die Annahme des Auxins als einzigen Dehnbarkeitsregulator der Zellwand notwendig macht. So muss man z. B. annehmen, dass eine Steigerung des osmotischen Wertes durch verminderte Wasserzufuhr, gesteigerte Assimilatenansammlung oder ähnliches sowohl auf das Plasma (vgl. Walter 1926) als auf die Intermizellarsubstanz der Zellwand entquellend wirkt und dadurch das Streckungswachstum hemmt. Wir können hierbei von einem osmomorphotischen Reaktionsmechanismus sprechen (vgl. Küster 1925 *p.* 436), welcher auch durch eine Steigerung des osmotischen Wertes des Substrats ausgelöst werden kann (vgl. Stange 1892, Laurent 1904, Söding 1934, Gessner 1940, u. a. m.). Auch spezifische Ionenwirkungen auf den Quellungszustand und das Wachstum kommen vor; Ca-Ionen wirken z. B. entquellend und streckungshemmend (Borriss 1937, Wuhrmann 1937, Thimann & Schneider 1938 *p.* 276) und rufen eine Formbildung hervor, die der in starkem Licht stattfindenden gleicht (Pearsall & Hanby 1925.)

Wenn auch das Auxin in gewissen speziellen Streckungsprozessen als der hauptsächlichste Regulator erscheint, dürfen wir diesen Umstand nicht verallgemeinern. Es kommen weitgehende Verschiedenheiten in der Verteilung des Auxins und des Wachstums vor. So fand z. B. Overbeek (1938) in der am schnellsten wachsenden Zoone etiolierter *Zea*-Keimlinge den niedrigsten Auxingehalt. Es kann nicht einmal als sicher angesehen werden, dass Auxin unter allen Umständen für die Zellstreckung notwendig ist (vgl. Heyn 1940 *p.* 534, 567).

C. Der trophische Reaktionsmechanismus.

Dass die Zuckermenge beim Wachstum der *Avena*-Koleoptile den begrenzenden Faktor bilden kann, wurde von SCHNEIDER (1938) experimentell nachgewiesen, und bei Versuchen mit isolierten Weizenwurzeln fand BURSTRÖM (1941), dass die Zuckerkonzentration im Medium nicht bloss die Wachstumsgeschwindigkeit, sondern auch die Endlänge der Epidermiszellen beeinflusste. In einer anfänglichen Phase (bis zu 1/100 mol Glucose pro l) wird die Wirkung als nutritiv angenommen, und hierbei steigert sich sowohl die Teilungs- als die Streckungsgeschwindigkeit sowie die Endlänge der Zellen. Bei fortgesetzter Steigerung der Konzentration nimmt nur die letztere zu; hierbei wird angenommen, dass eine Steigerung des Zugangs an osmotisch wirksamem Material tätig ist.

Wie oben hervorgehoben wurde, besteht jedoch Grund zu der Annahme, dass der osmotische Wert des Mediums und Zellsaftes auch auf ein für das Streckungswachstum supraoptimales Niveau steigen kann. Wahrscheinlich kann dieses Niveau, wenigstens im Spross, durch vermehrte Ansammlung von Assimilaten erreicht werden (vgl. WALTER 1926, GESSNER 1940), und hierin könnte einer der Mechanismen bei der Entstehung von Starklichtmodifikationen bestehen. Ausser einer osmotisch bedingten Entquellung des Plasmas und der Intermizellarsubstanz könnte jedoch die Assimilatenansammlung auch eine gesteigerte Abtrennung von Zellwandmaterial vom Protoplasten und dadurch verursachte Herabsetzung der Dehnbarkeit bewirken (vgl. S. 88). Es hat sich gezeigt, dass die Wanddicke wenigstens bei den ausgewachsenen Zellen ziemlich fest mit dem Kohlehydratgehalt der Pflanze verknüpft ist (NIGHTINGALE & MITCHELL 1934 *p.* 224).

Bei der Erklärung des Etiolements wurden die Wirkungen einer subobtimalen Assimilatenmenge schon früh in Anspruch genommen. So stellte G. KRAUS (1869) zur Erklärung des Kleinbleibens der Blätter im Dunkeln die später lebhaft umstrittene Hypothese über deren Selbsternährung nach dem Knospenstadium auf, und andere behaupteten, dass das betreffende Phänomen auf einer übermächtigen Ernährungskonkurrenz von Seiten der Stengelteile beruhe (S. 63). Schon KRAUS selbst bemerkte jedoch die Schwierigkeit, die in dem im Dunkeln ausgebliebenen Wachstum der Reservestoffe enthaltenden Blätter liegt, und dachte, dass ein direktes Mitwirken des Lichtes beim Aufbau der Zellwände vielleicht notwendig sei.

Experimentell können beim Studium der Bedeutung der CO_2-Assimilation und der zugänglichen Kohlehydratmenge für die Formbildung grüner Pflanzen verschiedene Wege eingeschlagen werden; am wichtigsten sind folgende:

1) Lichtkultur mit gehemmter bzw. normaler Chlorophyllbildung,
2) Lichtkultur bei variiertem CO_2-Gehalt,
3) Partielle Dunkelkultur mit Nahrungszufuhr von den beleuchteten Teilen des Sprosses,
4) Verminderung der Menge von zugänglichen Reservestoffen.

Dass eine Hemmung der Assimilation nicht der Hauptfaktor für das Kleinbleiben der Blattspreiten im Dunkeln sein kann, geht klar aus den oben (S. 26) erwähnten Versuchen hervor, wo eine in der Hauptsache normale Formbildung durch kurze, für die Chlorophyllbildung unzureichende Beleuchtungsperioden erreicht wurde. Derselbe Schlußsatz kann aus der in vielen Fällen normalen Formbildung panaschierter Blätter gezogen werden (Teodoresco 1899 a *p.* 375), während das Gegenteil natürlich nicht als Stütze für die Selbsternährungs-Hypothese angeführt werden kann, da in den chlorophyllfreien Teilen der gesamte Stoffwechsel gestört sein dürfte (vgl. Schumacher 1928). Normale Formbildung und normales Wachstum bei ganz albinotischen Keimlingen wurde von Schroeder (1910 *p.* 49) und Lebedeff (1928) beschrieben. Auch bei Keimlingen, welche auf Grund von Fe-Mangel oder zu niedriger Temperatur chlorotisch sind, können sich normal gestaltete Blätter bilden (Vines 1878 a, Batalin 1871). Jones (1938) zeigte, dass eine Senkung der Erdtemperatur genügte, um die Bildung chlorotischer Blätter bei *Gardenia* hervorzurufen. Mit steigender Intensität der Chlorose nahm die Blattgrösse etwas ab, und die Assimilationshemmung dürfte hierzu wenigstens beigetragen haben. In diesem Zusammenhang sind auch die Resultate interessant, die Garner & Allard (1931) bei der Züchtung von *Soja* etc. in intermittentem Licht mit Periodenlängen von 5 Sekunden bis zu 1 Stunde erhielten. Hierbei traten chlorotische Veränderungen auf, welche bei ungefähr 1 Minute langen Lichtperioden maximal ausgebildet waren und von stark herabgesetzter Produktion an Trockensubstanz begleitet wurden; ferner waren die Stengel abnorm dünn „as if there were a stimulus toward stem elongation out of proportion to the basal nutrition of the plant" (*l. c. p.* 646). Messungen über diese Verhältnisse werden jedoch nicht mitgeteilt, und die Natur der Wachstumsstörungen ist allzu unklar, um eine nähere Beurteilung der Rolle des trophischen Faktors zu gestatten.

Weitere Argumente, die gegen die Auffassung sprechen, dass die Assimilationshemmung eine wesentliche Rolle im Dunkeletiolement spielt, wurden durch Versuche erhalten, die eine in der Hauptsache normale Formbildung in sehr CO_2-armer oder, wie wir in der Fortsetzung der Kürze wegen sagen werden, CO_2-freier Luft zeigten (Godlewski 1879, Prantl 1879, Vines 1878 a). Bei genauerer Untersuchung konnte jedoch eine ge-

wisse Verminderung sowohl der Kotyledonen (Fürth 1921) wie der Laubblätter (Vöchting 1891, Teodoresco 1899 b, u. a. m.) festgestellt werden. Als Erklärung für dieses Phänomen sowie für das oft schnelle Absterben bereits entwickelter Blätter in einer solchen Atmosphäre wurde eine Hypothese über pathologische Veränderungen bei einer Hemmung der normalen Chlorophyllfunktion im Licht aufgestellt (vgl. Jost 1895). Diese wurde aber schon von MacDougal (1896) abgelehnt, welcher zeigte, dass die Empfindlichkeit bei den verschiedenen Arten sehr stark variierte, und die verschlechterte Nährstoffversorgung als entscheidendes Moment annahm, eine Ansicht, die später von Mevius (1935) näher begründet und ausgebaut wurde.

Übernormale Internodienstreckung in CO_2-freier Luft ist nicht beschrieben worden. Fürth (1921) fand bei *Raphanus*-Keimlingen eine durchschnittlich etwas verminderte Hypokotyllänge. Die Grösse der Kotyledonen war jedoch stärker herabgesetzt, und aus der Steigerung des Quotienten Hypokotyl/Kotyledon zieht die Verfasserin den Schlußsatz, „dass die Verhinderung der Assimilation eine nicht unwichtige Rolle bei der Formbildung mancher etiolierter Pflanzen spielt" (*l. c. p.* 191). Die Abnahme der absoluten Länge des Hypokotyls zeigt jedoch, dass es sich hier um ein prinzipiell anderes Phänomen als bei dem Dunkeletiolement handelt. Ich habe selbst ein paar Experimente mit *Pisum sativum* unter Glasglocken, durch welche normale bzw. CO_2-freie Luft geleitet wurde, ausgeführt; die Assimilation war auf Grund von Lichtmangel (Exp. im Gewächshaus, Okt.—Nov.) und anderen ungünstigen Umständen (feuchtigkeitsgesättigte Luft) schwach, und das Trockengewicht der Pflanzen überschritt bei der Ernte nicht das der Samen; bei Anwesenheit von CO_2 war das Trockengewicht um ca. 10 % höher. Offensichtliche Tendenzen zu einem Etiolement waren nicht vorhanden, und signifikative Unterschiede in den Dimensionen der 7—8 ausgebildeten Internodien in CO_2-haltiger bzw. CO_2-freier Luft konnten nicht festgestellt werden. Die Spreiten der oberen Blätter waren in normaler Luft am besten ausgebildet und am stärksten grün.

Bezüglich der Entwicklung des Wurzelsystems hat Reid (1929 a *p.* 32) gezeigt, dass die günstige Wirkung des Lichtes (vgl. S. 18) wahrscheinlich auf verbesserte Kohlehydratversorgung zurückzuführen ist. Experimente in CO_2-freier Luft mit Kontrollen in ca. 0,4 % CO_2 (1929 b) bestärkten diesen Schlußsatz, indem die Wurzelentwicklung hierbei in der Regel bedeutend stärker gehemmt war als die Sprossentwicklung; Ausnahmen bildeten Keimlinge von *Zea mays*, welche in ihren Reservestoffen einen Überschuss an Kohlehydrat besitzen.

Eine Stütze für die Annahme, dass die Nährstoffversorgung der entscheidende Faktor im Blattetiolement sei, glaubte man durch die Ver-

suche mit partieller Dunkelkultur zu gewinnen, die schon bei der Behandlung der korrelativen Momente erwähnt worden sind (S. 64). Jost (1895) gelang es, bei einem Blatt des verdunkelten Sprossteiles völlig normale Grösse zu erreichen, indem er alle konkurrierenden Organe entfernte; doch betont er selbst, dass das Blatt im Knospenstadium beleuchtet wurde und der Versuch deshalb die Bedeutung des Nahrungsmangels für das Etiolement nicht beweise. Dieselbe Methode zur Hervorbringung grosser Dunkelblätter wurde von Vogt (1898) angewandt, die Verdunkelung war aber hierbei nicht absolut. MacDougal (1896) beobachtete bei Experimenten mit *Arisaema triphyllum* in CO_2-freier Luft und im Dunkeln, „that in light the removal of concurrent organs results in an increased development of the lamina, and in darkness of the petiole". Dubbels (1904) fand bei dem ganzen verdunkelten Sprossteil eine Tendenz zur Atrophie, wenn die Achselknospen des beleuchteten Teiles sich frei entwickeln durften. Wurden sie dagegen entfernt, so verlängerten sich die verdunkelten Internodien stark, während die Blätter „aus unkontrollierbaren Ursachen" bald schwach, bald stärker entwickelt waren; es ist wohl nicht unwahrscheinlich, dass die Verdunkelung in den letzteren Fällen unvollständig war. Die durchschnittliche Blattentwicklung zeigt, wie angegeben wird, mit der Länge des beleuchteten Sprossteiles eine Steigerung.

Wenn auch nicht behauptet werden kann, dass eine gesteigerte Nährstoffzufuhr das Blattetiolement aufheben kann, so muss dennoch angenommen werden, dass diese die Entwicklung der Blattspreite fördert, sobald sie durch schwache Lichtdosen ermöglicht worden ist — eine These, die ausserdem durch die oben angeführten Erfahrungen betreffs chlorotischer Blätter und der Blattentwicklung in CO_2-freier Luft gestützt wird. Eine derartige Wirkung kann auch unter normalen Wachstumsbedingungen beobachtet werden (Papen 1935 *p.* 193, 196).

Die vierte Methode des Studiums der morphologischen Bedeutung der Kohlehydratmenge besteht in der partiellen Entfernung des Reservestoffvorrats der Keimlinge. Hierbei wird in der Regel eine Verkleinerung der Pflanze erreicht, aber eine Proportionsverschiebung in derselben Richtung wie beim Etiolement wurde nicht beobachtet. Portheim (1907) experimentierte mit *Phaseolus multiflorus*-Keimlingen, von denen 0, $^1/_2$, 1, $1\,^1/_2$ bzw. 2 Kotyledonen operativ entfernt wurden; die Messungen des Längenwachstums des Hypokotyls werden ausführlich kommentiert, aber nur eine Hemmung bei der letzten Gruppe scheint signifikativ zu sein. Es werden keine Messungen des Hypokotyldurchmessers und der Blattgrösse angeführt, die angegebene Verminderung bei den operierten Pflanzen ist aber wahrscheinlich. Eine behauptete Verlängerung der Stengelteile wird jedoch von den ausgeführten Messungen gar nicht gestützt, und

die Schlussfolgerung des Verfassers, dass die Veränderungen von etiolementartiger Natur seien, kann daher nicht gutgeheissen werden. Bei ähnlichen Experimenten mit *Cucumis melo* fand GOULD *et al.* (1934) bei den operierten Keimlingen eine vollständigere Ausnützung der übrig gebliebenen Reservestoffe; eigentümlicherweise wurde die relative Wurzelentwicklung durch die Verstümmelung begünstigt.

In Experiment II (S. 33) sind intakte Jungpflanzen von *Pisum sativum* mit solchen verglichen, von denen ein Kotyledon unmittelbar nach dem Schwellen der Samen operativ entfernt wurde. Wie aus Tab. 5 hervorgeht, resultierte der Eingriff in einer gleichförmigen Verminderung der Organe der Pflanzen: die relative Länge der Internodien ist unverändert, und es besteht keine klare Tendenz zu einer Änderung des Verhältnisses zwischen der Internodienlänge und der Blattlänge.

Die Effekte, die durch eine Hemmung der Kohlensäurenassimilation bzw. eine Verminderung der Reservestoffe der Keimlinge hervorgerufen werden, scheinen also ziemlich verschiedenartig zu sein. Im ersteren Fall nimmt in der Regel die Blattgrösse stärker ab als die Dimensionen der Internodien, während die Verkleinerung des Sprosses im letzteren Fall harmonisch sein kann; die relative Wurzelentwicklung wird gewöhnlich im ersteren Fall gehemmt, kann aber im letzteren begünstigt werden. Verschiedenheiten in bezug auf die Transportrichtung, die Transportwege und die chemische Beschaffenheit der Nährstoffe können hierbei von Bedeutung sein, aber einen näheren Einblick in diese Zusammenhänge hat man einstweilen noch nicht. Von Interesse ist MOLLIARDS (1907) Beobachtung, dass Pflanzen, die auf zuckerhaltigem Substrat ohne Zutritt von CO_2 wuchsen, starke morphologische Abweichungen von Kontrollen auf demselben Substrat, aber in Luft von normaler Zusammensetzung aufwiesen. Die Ausnutzung von aus dem Substrat aufgenommenem Zucker scheint stark durch Licht begünstigt zu werden (LAURENT 1904, MOLLIARD 1907 *p.* 290; vgl. für Algen S. 11, für isolierte Wurzeln S. 18).

Wenn die Streckungshemmung des Sprosses in Starklicht teilweise auf einer supraoptimalen Kohlehydratansammlung beruht, können wir erwarten, dass die diesbezügliche Wirkung des Lichtfaktors bei hoher CO_2-Menge verstärkt wird, wobei natürlich die Möglichkeit direkter CO_2-Wirkungen beachtet werden muss (vgl. LUNDEGÅRDH 1930 *p.* 401). TEODORESCO (1899 b) verglich die Entwicklung in Luft, die von CO_2 befreit bzw. damit zu 1,5—2 % angereichert wurde; Parallelen in normaler Luft fehlen leider. Die ersten Internodien bei z. B. *Vicia Faba* waren in der CO_2-reichen Atmosphäre am kürzesten, während die oberen hier am längsten waren; betreffs der letzteren kann die Kohlehydratmenge bei Abwesenheit von CO_2 möglicherweise suboptimal gewesen sein. BROWN &

Escombe (1902) züchteten Pflanzen in Luft, die mit CO_2 zu 0,1 % angereichert war, und verglichen sie mit Kontrollen in normaler Luft; das Material wurde von Farmer & Chandler (1902) in morphologischer und anatomischer Hinsicht näher untersucht. Bei erhöhtem CO_2-Gehalt zeigte die Mehrzahl der Versuchspflanzen „shortening and thickening of the internodes", und gleichzeitig steigerte sich die Verzweigungstendenz; die Blätter waren kleiner, kleinzelliger, hatten weit grösseren Stärkegehalt und waren oft dunkler grün als die der Kontrollpflanzen. Bei einem anderen Versuch wurde ein CO_2-Gehalt von 6 % mit sehr ähnlichem Resultat angewandt, was als Beweis dafür angesehen wird, dass die Veränderungen nicht auf eine direkte Giftwirkung des Kohlendioxyds zurückgeführt werden können.

Zur Sonnenblattstruktur gehört nun als charakteristisches Moment gerade eine Verminderung der Zellgrösse und der Blattfläche mit einer steigenden Dichte der Blattnervatur und erhöhten Anzahl der Spaltöffnungen pro Flächeneinheit als Begleiterscheinungen. Bei Landpflanzen wird wohl diese Struktur wenigstens teilweise vom Wasserfaktor induziert (Xeromorphie, vgl. weiter unten), aber ähnliche Veränderungen kommen auch bei submersen Pflanzen vor (S. 116), weshalb eine trophische Lichtwirkung der oben angedeuteten Art in Frage kommen kann. In diesem Zusammenhang ist ferner der Umstand von grossem Interesse, dass Nährsalzmangel und besonders N-Mangel die Entstehung von »xeromorphen» Strukturen begünstigt (vgl. Tumanow 1927 *p.* 417, Mothes 1932, Marthaler 1939); unter solchen Umständen ist eine Anreicherung mit Kohlehydraten zu erwarten (vgl. Björkman 1942 *p.* 161), und bei Mothes' Versuchen zeigte der osmotische Wert bei sinkendem N-Gehalt eine starke Steigerung. — Betreffs der Internodien macht sich dieselbe Streckungshemmung geltend wie in den Blättern. Die in Starklicht gesteigerte Entwicklung des Wurzelsystems deutet hingegen an, dass die Kohlehydratmenge hier bedeutend später den für das Wachstum optimalen Wert erlangt als in dem Spross.

Natürlich könnte eine Hemmung oder Steigerung der CO_2-Assimilation und hiermit verknüpfte Prozesse auch durch andere Mechanismen als die nun angedeuteten auf den Wachstumsverlauf einwirken. In vielen Fällen müssen wir die Assimilationsintensität und die Kohlehydratmenge als auslösende Faktoren in Reaktionen betrachten, wo genetische Faktoren auf bisher unbekannte Weise in die Formbildung eingreifen; dies gilt besonders Prozessen, in denen eine steigende Differenzierung auftritt. Ein solcher Fall, für den jede einfache wachstumsphysiologische Erklärung bis auf weiteres ausgeschlossen erscheint, ist z. B. die Ausbildung der Palisadenzellen. Dass sie zumindest in gewissen Fällen mit der Assimilation

verknüpft ist, hat GESSNER (1940) durch Versuche mit *Ranunculus Baudotii* gezeigt, welche Pflanze bei Kultur in CO_2-freier Luft palisadenlose „Wasserblätter" entwickelte. Die Verhältnisse bei der Auslösung einer erhöhten Zahl von Zellschichten (Pachymorphie) und einer gesteigerten Differenzierung des Blattmesopylls scheinen übrigens sehr verwickelt und von einer vollständigen Erforschung noch weit entfernt zu sein (vgl. die auf S. 20 angeführte Literatur).

Bisher haben wir nur die Verhältnisse bei grünen Phanerogamen berührt. Bei Pilzen ist eine trophische Lichtwirkung natürlich ausgeschlossen, und ihren Photomorphosen müssen andere, bis auf weiteres unbekannte Reaktionsmechanismen zugrunde liegen. Bei *Draparnaldia glomerata* hat SUOMALAINEN (1933) gleichartige Wirkung (gesteigerte Verzweigung und Haarbildung) von erhöhter Lichtintensität und CO_2-Konzentration gezeigt. Er findet es deshalb „wahrscheinlich, dass die Formveränderungen eben von der Assimilationssteigerung verursacht werden". Bei Experimenten mit Farnprothallien in rotem Licht fand KLEBS (1917 a *p.* 104), dass bei Abwesenheit von CO_2 die Zellteilung stark gehemmt war, so dass sich nur lange, einzellige Keimfäden bildeten; bei Anwesenheit von CO_2 konnten sich hingegen flächenförmige Prothallien bilden. Auch in diesem Fall führte also die Hemmung der CO_2-Assimilation zu demselben Resultat wie eine Abnahme der Lichtstärke.

D. Der Wasserfaktor.

Die Volumensteigerung beim Streckungswachstum besteht wesentlich in einer Wasseraufnahme, und schon aus diesem Grund ist es leicht verständlich, dass eine Verminderung der zugänglichen Wassermenge hemmend und begrenzend wirken kann. Hierzu kommt jedoch in der Regel eine Steigerung des Kohlehydratgehalts (NIGHTINGALE & MITCHELL 1934) und des osmotischen Wertes (vgl. z. B. WALTER 1931 *p.* 61), die wahrscheinlich den Effekt durch eine Verminderung der Dehnbarkeit der Membranen noch verstärkt.

Dass steigender Feuchtigkeitsgehalt der Luft oft ähnliche morphologische Wirkungen mit sich bringt wie abnehmende Lichtstärke, ist seit langem bekannt (WOLLNY 1898, EBERHARDT 1903). SCHROEDER (1910) gibt von *Oryza*-Koleoptilen gesteigerte Endlänge bei erhöhter Luftfeuchtigkeit an, und SILBERSCHMIDT (1928) machte bei *Avena*-Koleoptilen dieselbe Beobachtung; gesteigerter Wassergehalt im Substrat wirkte auf die gleiche Weise. MURINOFF (1907) konstatierte bei im Dunkeln gezüchteten *Vicia Faba*-Pflanzen mit der Luftfeuchtigkeit zunehmende Internodien-

länge. Nach Wiesner (1891) kann gesteigerte Feuchtigkeit bei der Auflösung von Blattrosetten (S. 18) in gewissen Fällen die Verdunkelung ersetzen oder sogar wirksamer sein als diese, und dasselbe gilt nach Buch (1923) für die Verlängerung der Stengelsegmente bei *Scapania*-Arten. Am eingehendsten wurde die Wirkung des Wasserfaktors hinsichtlich der Blattstruktur studiert; Kleinzelligkeit und damit zusammenhängende xeromorphe Züge können durch Verminderung sowohl der Boden- als auch der Luftfeuchtigkeit hervorgerufen werden (Rippel 1919, Tumanow 1927, Lebedincev 1927; vgl. ferner Maximov 1929 *p.* 325—373).

Unter diesen Umständen dürfte es ziemlich sicher sein, dass bei der Ausbildung der Starklichtmodifikationen von Landpflanzen die Lichtwirkung teilweise in einer Transpirationssteigerung besteht. Hingegen haben wir keine Veranlassung, dem Wasserfaktor so, wie es bisweilen geschehen ist, eine entscheidende Rolle bei der Entstehung des extremen Dunkeletiolements zuzuschreiben. Die experimentelle Unterlage, auf die Vesque (1883 *p.* 496—500) seine Ansicht gründet, „que l'étiolement de forme est le résultat d'une transpiration insuffisante", ist völlig unzureichend, und Frank (1872 *p.* 76) beobachtete schon früh, dass *Lepidium*-Keimlinge unter Wasser nicht etiolieren. Palladins (1890) Ansicht über die Rolle der Wasserkonkurrenz beim Kleinbleiben der Blätter im Dunkeln konnte auch nicht bestätigt werden (vgl. Hommer 1926 *p.* 3, 24—30). Bezüglich der Pilze wurde ebenfalls eine entscheidende Bedeutung des Transpirationsfaktors im Etiolement behauptet, doch wahrscheinlich mit Unrecht (vgl. Borriss 1934 *p.* 655).

Eine nähere Analyse der Wirkung des Feuchtigkeitsfaktors auf das Wachstum von *Raphanus*-Keimlingen wurde von Gorter & Funke (1937) ausgeführt. Bei hohem Feuchtigkeitsgehalt der Luft nahm sowohl die Hypokotyllänge wie die Grösse der Kotyledonen zu, und auf dieselbe Weise verhielt sich die Zellenlänge in der Epidermis des Hypokotyls. Die gesteigerte Streckung konnte nicht auf den Auxinfaktor zurückgeführt werden, da die von den Kotyledonen abgegebene Auxinmenge bei dem niedrigeren Feuchtigkeitsgrad mehr als doppelt so gross war. Biegungsversuche zeigten bei hoher Luftfeuchtigkeit stark gesteigerte Dehnbarkeit, während der osmotische Wert der Hypokotylzellen bei Grenzplasmolyse in beiden Fällen gleich war. Der osmomorphotische Reaktionsmechanismus kann also in diesem Fall keine namhafte Rolle gespielt haben. Man kann sich möglicherweise vorstellen, dass ein direkt durch die Transpiration bedingter Wassermangel in den äussersten Zellschichten und Zellwänden der Trockenluftpflanzen die Streckungshemmung hervorruft.

E. Das Zusammenwirken der Licht- und Temperaturfaktoren.

Zum Unterschied vom Licht scheint die Temperatur die Geschwindigkeit des Wachstums bedeutend stärker zu beeinflussen als dessen Endresultat, und die Abhängigkeit des letzteren von diesem Faktor hat nur ziemlich beschränkte Beachtung gefunden. Die Wirkung auf die endgültige Grösse der Organe wurde bei Keimlingen am eingehendsten von SILBERSCHMIDT (1928) behandelt. Er fand für die *Avena*-Koleoptile und die ersten Internodien von *Pisum sativum* bei Temperaturen unter 20° C maximale Endlänge, und dies sowohl im Dunkeln als in schwachem Glühlicht (120 MK). Bei älteren, ausschliesslich auf ihre Assimilationswirksamkeit angewiesenen Pflanzen dürfte jedoch, wie wir sehen werden, das Streckungsoptimum meist in höheren Temperaturen liegen. Tatsächlich scheint die Existenz eines supraoptimalen Temperaturgebiets unter diesen Umständen noch nicht experimentell nachgewiesen zu sein.

Die Natur der Streckungshemmung bei supraoptimaler Temperatur soll uns hier nicht beschäftigen. Hingegen werden wir uns kurz bei der begünstigenden, in gewissem Masse mit einer Lichtverminderung gleichwertigen Wirkung der Temperatursteigerung auf das Streckungswachstum aufhalten und hierbei mit der Beschreibung eines orientierenden, in den oben (S. 27) beschriebenen Photothermostaten ausgeführten Versuches beginnen.

Experiment VII. Lichtstärke und Behandlung des Pflanzenmaterials wie in Exp. I. Beleuchtungsperiode: 16 St. (8—24 Uhr). Die Temperatur in den 5 Schränken war folgende:

$$7{,}5 \pm 1{,}5 \quad 10 \pm 1{,}5 \quad 15 \pm 1 \quad 20 \pm 1{,}5 \quad 25 \pm 3^\circ\,\mathrm{C}$$

In den beiden kältesten Schränken fungierten die Kühlvorrichtungen, die hinter einem Schirm an der Innenwand der Schränke angebracht sind. Ein gewisser Ausgleich der Luftfeuchtigkeit wurde dadurch erreicht, dass in den drei wärmsten Schränken Gestelle mit in Wasser herabhängendem Filtrierpapier über der Heizvorrichtung *H* (Abb. 1) placiert wurden; ausserdem wurde die Luftdurchströmung in diesen Schränken gedämpft. Trotzdem stieg die Evaporation von einer freien Wasseroberfläche stark mit der Temperatur. Ihre durchschnittlichen Relativwerte waren: 6, 8, 14, 18, 22; die entsprechenden Relativwerte der relativen Luftfeuchtigkeit betragen: 8, 9, 11, 10, 9. Als Folge der gedämpften Luftdurchströmung entstand besonders im 25°-Schrank eine innere Luftzirkulation und lokale Temperaturunterschiede, deren Wirkung jedoch durch tägliches Umstellen der Pflanzen so weit als möglich eliminiert wurde.

Die Versuchsresultate bezüglich Tomate, Spinat und Salat gehen aus

Tab. 14—16 und Abb. 13—14 hervor. Keimlinge von *Lepidium sativum* zeigten nach 19 Tagen folgende Hypokotyldimensionen (Länge/Durchmesser in mm, Mittelwerte von 10 Pflanzen):

7,5	10	15	20	25°
25,2/0,75	28,3/0,78	30,0/0,76	33,0/0,72	36,4/0,68

Am Beginn des Versuches waren die Pflanzen 6 Tage alt und hatten eine Hypokotyllänge von 11,2 mm; am Ende desselben hatte der epikotyle

Tab. 14. Tomatenjungpflanzen nach Züchtung bei variierter Temperatur in der Zeit vom 3.3. bis 22.3.1941. Mittelwerte für 5 Pflanzen. Die Internodiendimensionen geben die Durchschnittswerte für die Internodien Nr. 6—10, von der Basis gerechnet, an. *AM* = Ausgangsmaterial.

	AM	7,5°	10°	15°	20°	25°
Frischgewicht, g[1]	4,00	4,73	7,31	12,09	17,98	18,81
Trockengewicht, g[1]	0,30	0,54	1,00	1,88	2,30	2,49
» , %[1]	7,3	10,8	12,8	14,0	10,9	11,7
Blattzahl (> 50 mm)	7,4	8,4	9,2	11,0	12,8	13,2
Höhe der Pflanzen, cm	14,6	13,4	17,4	27,4	41,0	50,6
Weite » » , »	16,8	14,2	16,8	18,6	22,8	22,0
Höhe/Weite	0,87	0,94	1,03	1,48	1,80	2,33
Länge d. Internodien, mm	—	—	—	26,4	44,0	53,2
Durchmesser d. Intern., mm	—	—	—	4,68	5,38	4,94
Rel. Länge d. Intern.	—	—	—	5,6	8,2	10,8
Frischgewicht, Stamm/Blätter	—	0,57	0,74	0,87	0,94	1,12
Verteilung d. Trockengewichts an: Wurzel	—	6	7	10	13	11
Verteilung d. Trockengewichts an: Stamm	—	26	32	33	33	38
Verteilung d. Trockengewichts an: Blätter	—	68	61	57	54	51

[1] Frischgewicht und Gehalt an Trockensubstanz sind für den Spross (betr. *AM* jedoch für die ganze Pflanze), das Trockengewicht für die ganze Pflanze angegeben. Der Gehalt an Trockensubstanz ist für die Blätter um ca. 2 % höher, für die Stengelteile um ca. 2 % niedriger als der Durchschnitt.

Das Aussehen der Pflanzen:

7.5°: Die Pflanzen sind gelbgrün mit bogenförmig herabgeneigten Blättern; mässige Anthozyanfärbung; die jüngsten Blätter haben gelbliche Basalteile; die Stämme sind ödematisch.

10°: Maximale Anthozyanfärbung der Stengel, Blattstiele und Blattnerven; die Pflanzen sind im übrigen frisch grün; das 8. Blatt und jüngere Blätter haben gelbe Basalteile.

15°: Die Pflanzen sind frisch grün und haben anthozyangefärbte Stengel; 1 Blütenstand ist an der 12.—13. Blattachsel angelegt.

20°: Die Pflanzen sind hellgrün, keine Anthozyanfärbung; 1 Blütenstand ist angelegt.

25°: Die Pflanzen sind bleichgrün, keine Anthozyanfärbung; 1 Blütenstand ist angelegt.

Tab. 15. Salat nach Züchtung bei variierter Temperatur in der Zeit vom 5.3. bis 25.3.1941. Mittelwerte für 7 Pflanzen. Blattnummern von der Basis an.

	AM	7,5°	10°	15°	20°	25°
Frischgewicht, g	0,35	2,54	3,87	3,93	5,85	7,05
Trockengewicht, g	0,026	0,24	0,30	0,28	0,38	0,44
» , %	7,4	9,2	7,6	7,1	6,6	6,3
Blattzahl (> 10 mm)	4,0	6,4	7,7	8,3	10,3	11,7
4. Blatt: Länge cm	—	9,6	11,6	10,9	11,1	10,5
4. Blatt: Breite, cm	—	4,6	5,4	4,9	4,3	4,1
4. Blatt: L/Br	—	2,1	2,1	2,2	2,6	2,6

Tab. 16. Spinat nach Züchtung bei variierter Temperatur in der Zeit vom 5.3. bis 26.3.1941. Mittelwerte für 6 Pflanzen.

	AM	7,5°	10°	15°	20°	25°
Frischgewicht, g	0,38	1,69	2,72	3,09	3,52	2,95
Trockengewicht, g	0,035	0,194	0,285	0,302	0,285	0,254
» , %	9,2	11,6	10,6	9,9	8,0	8,6
Blattzahl (> 10 mm)	2,8	5,2	7,0	8,7	8,8	10,3
3. u. 4. Blatt: Stiel: L, cm	—	3,7	4,7	5,3	6,5	6,4
3. u. 4. Blatt: Stiel: Br, cm	—	0,24	0,23	0,22	0,21	0,18
3. u. 4. Blatt: Stiel: L/Br	—	15,4	20,4	24,1	30,9	35,5
3. u. 4. Blatt: Spreite: L, cm	—	3,9	4,3	4,6	5,0	4,4
3. u. 4. Blatt: Spreite: Br, cm	—	3,2	3,4	3,7	3,9	3,3

Sprossteil in sämtlichen Fällen eine ansehnliche Entwicklung erreicht, und das Längenwachstum des Hypokotyls kann deshalb als abgeschlossen betrachtet werden.

Hinsichtlich der Trockensubstanz-Produktion finden wir bei Spinat ein Optimum bei 15°, während sie sich bei Salat und Tomate bis zu 25° steigert. Ein Vergleich mit den vorhandenen Daten betreffs der Temperaturabhängigkeit der apparenten Kohlensäureassimilation (Lundegårdh 1928 *p.* 17, 21) ergibt folgendes Resultat: Bei normalem CO_2-Gehalt und ca. 2000 Lux Glühlicht steigt die Assimilation von Salat im ganzen Gebiet 10—30° kräftig, und die bis 25° zunehmende Trockensubstanz-Produktion war also zu erwarten. Bei Spinat zeigt die Assimilation in ca. 8000 Lux von 20 bis 30° nur eine schwache Steigerung (6 %); bei der im vorliegenden Fall schwächeren Lichtstärke erscheint deshalb ein Optimum bei 15° nicht unwahrscheinlich. Bei Tomate sollte, nach den Assimilationswerten

zu schliessen, die maximale Trockensubstanz-Produktion am ehesten unter 20° liegen. Der Grund der Abweichung kann teilweise in der Vertikalvariation der Lichtstärke gesucht werden; diese steigt nämlich um ca. 10 % pro dm, und die bei höherer Temperatur stark verlängerten Pflanzen sind deshalb schliesslich in bedeutend höherer mittlerer Lichtstärke gewachsen als die übrigen. Ferner müssen wir damit rechnen, dass ausser der Assimilationsintensität ein sozusagen struktureller Faktor regulierend in die Trockensubstanz-Produktion eingreift. Je höher die Temperatur ist, umso schneller können die Assimilate zum Aufbau neuer assimilierender Flächen verwendet werden.

Bei Spinat und Salat wurden keine auffallenden Unterschiede in der Pigmentierung beobachtet. Bei Tomate trat im Temperaturgebiet 7,5—15° eine bei 10° maximale Anthozyanfärbung der Stengel, Blattstiele und Blattnerven auf; bei 20—25° war sie verschwunden, und auch die Chlorophyllfärbung war lichter als bei 15°. Bei 7,5—10° waren die Basalteile der jüngsten Blätter gelb, offenbar weil die niedrige Temperatur die Neubildung von Chlorophyll verhinderte (vgl. Sachs 1865 b *p.* 55). Hierbei scheint es sich in erster Linie um eine Veränderung der Wurzelfunktionen zu handeln, denn Jones (1938) konnte, wie früher erwähnt, betreffs *Gardenia* zeigen, dass eine Senkung der Erdtemperatur allein genügt, um die Bildung chlorotischer Blätter hervorzurufen. Die Tomatenpflanzen, die in den Schrank mit einer Temperatur von 7,5° gesetzt wurden, waren während des ersten Tages welk (vgl. Jones 1938 *p.* 614); gegen Ende des Versuches zeigten sich pathologische Veränderungen, die wahrscheinlich mit der hohen Luftfeuchtigkeit in Zusammenhang standen (vgl. Johnston 1932 *p.* 6, Melville 1937).

Die Blätter zeigten bei Salat mit steigender Temperatur zunehmende relative Länge. Bei Spinat finden wir bis zu 25° eine auffallende Steigerung der relativen Länge des Blattstiels, während die absolute Blattgrösse ihr Maximum bei 20° erreicht. In diesen beiden Fällen wird die zunehmende Längenentwicklung von sinkendem Gehalt an Trockensubstanz begleitet. Bezüglich der Tomate wird die mit der Temperatur steigende Höhenentwicklung von Abb. 14 gut veranschaulicht. Sie beruht teilweise auf zunehmender Internodienzahl, aber auch die absolute und relative Länge der Internodien ist bei hoher Temperatur stark gesteigert. Die Gewichtsverteilung innerhalb des Sprosses verschiebt sich mit zunehmender Temperatur stark zu Gunsten der Stengelteile. Der Gehalt an Trokkensubstanz zeigt bei 15° ein Maximum; sein niedriger Wert in 7,5—10° kann bei dem langsamen Wachstum als Nachwirkung der Eigenschaften des Ausgangsmaterials gedeutet werden.

Wir finden also, dass zunehmende Temperatur innerhalb des unter-

25° 20° 15° 10° 7,5°

Abb. 13. Spinatpflanzen, die bei verschiedener Temperatur gezüchtet sind.

25° 20° 15° 10° 7,5

Abb. 14. Tomatenpflanzen, die bei verschiedener Temperatur gezüchtet sind.

suchten Gebiets Effekte mit sich bringt, die den von schwachem Licht hervorgerufenen sehr gleichen. Der gleichzeitige Rückgang des Feuchtigkeitsfaktors kann zu diesen Resultaten nicht beigetragen haben; es muss vielmehr angenommen werden, dass er in entgegengesetzter Richtung gewirkt hat (S. 79).

In der früheren Literatur wurde der morphogene Effekt der Temperatur von Frank (1892 *p.* 388) stark betont, der meinte, dass an die Seite des Photo-Etiolements ein Thermo-Etiolement gestellt werden könne, sowie von Bonnier (1898), der zeigte, dass niedrige Nachttemperaturen Modifikationen hervorrufen, die stark an die alpinen Formen erinnern (niedriggewachsene Pflanzen mit kurzen Internodien und kleinen, dicken Blättern). Herzog (1934) hebt hervor, dass eine Herabsetzung der Lichtstärke bei *Salvinia* umso grössere morphogene Effekte ergibt, je höher die Temperatur ist; bei 29—32° bildeten sich in vollem Sonnenlicht „Schattenformen". Ein kurzdauernder Züchtungsversuch mit Tomaten-Jungpflanzen bei Temperaturen von 13, 21 und 35° C (26.4.—5.5.1931; Glaskammern in einem Gewächshaus; rel. Feuchtigkeit der Luft in sämtlichen Fällen 85 %, also eine mit der Temperatur zunehmende Evaporation) wurde von Nightingale (1933) ausgeführt. Von den Resultaten interessiert uns hier vor allem der mit steigender Temperatur abnehmende Kohlehydratgehalt, die Anthozyanfärbung bei 13°, der bei 21° maximale Chlorophyllgehalt, sowie das anfangs rasche Wachstum bei 35°; die hierbei neugebildeten Teile waren „extremely soft and spindling" und hatten beinahe gerade aufwärts gerichtete Blätter. Gegen Ende des Experimentes wurden die Blätter dieser Pflanzen gelb und das Wachstum nahm ab, offenbar auf Grund des Kohlehydratmangels, denn die oberen Teile der Pflanzen waren „practically devoid of starch". Foster & Tatman (1938) führten in Gewächshausabteilungen mit regulierter Temperatur (18,7; 21,3 und 23,5° C im Durchschnitt) einen Versuch mit älteren Tomatenpflanzen durch. Bei den höchsten Temperaturen waren die Pflanzen „tall and slender with relatively small stems and long internodes". Der Zucker- und Stärkegehalt der Stengel zeigte auch in diesem Versuch abnehmende Tendenz bei steigender Temperatur.

Die Verminderung der Kohlehydratmenge bei zunehmender Temperatur kann wahrscheinlich in der Hauptsache auf eine Verschiebung des Gleichgewichts zwischen Assimilationsintensität und Entwicklungsgeschwindigkeit, wie sie sich z. B. in der Zahl der entwickelten Blätter zu erkennen gibt, zurückgeführt werden. Dass eine Erhöhung der Trockensubstanz-Produktion keine proportionale Steigerung der Entwicklungsgeschwindigkeit mit sich bringen muss, haben wir früher gesehen (S. 31, 53) und dass die letztere zu einem wesentlichen Grad direkt temperaturbedingt ist, geht aus Tab. 16 hervor, die bei Spinat auch in dem Gebiet erhöhte Blattzahl zeigt, wo das Trockengewicht mit erhöhtem Wärmegrad sinkt.

Wenn wir nun voraussetzen, dass die Kohlehydratmenge des Sprosses bei niedriger Temperatur in einem für das Streckungswachstum supraop-

timalen Niveau liegt, könnte das Thermoetiolement auf das trophische Reaktionssystem zurückgeführt werden. Bezüglich der Fälle, wo der Spross/Wurzel-Quotient mit steigender Temperatur zunimmt (vgl. Davis & Hoagland 1929) kann demselben Gedankengang gefolgt werden; die in der Wurzel zugängliche Assimilatenmenge bewegt sich jedoch hierbei innerhalb des suboptimalen Gebiets (vgl. S. 75).

Bei Farnprothallien fand Klebs (1916 *p.* 53, 1917 a *p.* 81, 132) eine in der Regel stark gesteigerte Zellstreckung und abnehmende Zellteilung bei Erhöhung der Temperatur von 20 auf 30° oder von 15 auf 25°. Er nahm an, dass die primäre Temperaturwirkung hierbei in einer Steigerung der Dissimilation besteht, wodurch die Kohlehydratmenge vermindert wird. Temperaturen über 30° wirkten streckungshemmend.

Offenbar muss ultrarote Strahlung streckungsfördernd wirken können, indem sie die Temperatur in den Geweben der Pflanzen steigert; und das oft beobachtete „Glühlicht-Etiolement" (vgl. Åberg 1941 *p.* 17, 81) dürfte wenigstens teilweise auf diese Art zu erklären sein. Bei einem effektiven Temperaturausgleich treten in direktem oder durch eine Wasserschicht (3 cm) filtriertem Glühlicht keine auffallenden Unterschiede auf (vgl. Pirschle & Wettstein 1940: Nitraversuch). Es ist jedoch nicht unwahrscheinlich, dass die kurzwellige (< 1200 mμ) ultrarote Strahlung, die zum grössten Teil ein solches Filter passiert, auf höhere Pflanzen spezifisch streckungsfördernde Wirkungen haben kann (vgl. S. 53, 54). Anderseits ist eine keimungshemmende Wirkung von kurzwelligem Ultrarot bekannt (vgl. Bünning 1939 *p.* 18), und die gleiche Hemmung scheint auch im ersten Wachstum der Keimlinge auftreten zu können (Farnkeimlinge, Orth 1937 *p.* 412). Stephan (1928 a *p.* 418) kommt zu dem schwer zu deutenden Resultat, dass ultrarote Strahlung allein hemmend, in Verbindung mit roter Strahlung hingegen fördernd auf das Streckungswachstum von *Balantium*-Keimlingen wirken soll.

F. Die Bedeutung der grossen Periode.

Bei der Beurteilung der morphologischen Wirkung der Wachstumsfaktoren wird in der Regel angenommen, dass ein Faktor, der die Geschwindigkeit des Streckungswachstums, beispielsweise durch eine Steigerung der plastischen Dehnbarkeit der Membranen steigert, auch eine erhöhte Endlänge der Zellen und Organe hervorruft. Hierbei wird offenbar vorausgesetzt, dass eine solche Geschwindigkeitszunahme keine wesentliche Verkürzung der Länge der grossen Periode mit sich bringt, sondern dass diese unverändert bleibt oder zunimmt.

Um diese Verhältnisse näher beurteilen zu können, muss man die Faktoren kennen, welche die Abnahme und das Aufhören des Streckungswachstums bedingen. In gewissem Umfang kann es sich um sinkende Auxinmenge handeln, aber sicherlich spielt auch eine Verminderung des „Reaktionsvermögens auf Auxin" (S. 72) eine Rolle (Went 1927 *p.* 68, Buy 1933 *p.* 842). Das Verhältnis zwischen der Abscheidung des Zellwandmaterials vom Protoplasten und der Dehnungsgeschwindigkeit der Wand, welche Prozesse wenigstens in gewissen Phasen unabhängig voneinander sein müssen, dürfte hierbei ein wichtiger Faktor sein. Gewinnt die Apposition des Wandmaterials entweder durch Steigerung ihrer Intensität oder durch Verminderung der Streckungsgeschwindigkeit das Übergewicht, kann angenommen werden, dass dies eine Dehnbarkeitsverminderung zur Folge hat (vgl. Heyn 1940 *p.* 523); diese bringt eine weitere Streckungshemmung mit sich und die Störung des Gleichgewichts könnte auf diese Weise ein völliges Aufhören des Wachstums verursachen. Hierbei kann möglicherweise auch eine Richtungsänderung der aufgelagerten Zellulose-Balken von Bedeutung sein. Nach Wuhrmann-Meyer (1939) soll sich nämlich in den Zellen der *Avena*-Koleoptile schon während des Streckungswachstums eine Sekundärmembran mit Faserstruktur zu bilden beginnen, und in dem Fall muss dieses wesentlich zu der Wachstumsstockung beitragen.

Ausser durch zunehmende Dicke dürfte die Dehnbarkeit der Zellwand auch durch Prozesse herabgesetzt werden können, die der Alterung der Kolloide entsprechen (vgl. Heyn 1940 *p.* 523) und von denen angenommen werden kann, dass sie bei gehemmter Streckung am ehesten mit beschleunigter Geschwindigkeit fortschreiten. Ruge (1937) hebt besonders die Alterung der Intermizellarsubstanz hervor, die er als eine von Entquellung begleitete Polymerisation der Pektine auffasst. — Schneider (1938 *p.* 265) nimmt ausser Auxin und Zucker einen hypothetischen dritten begrenzenden Faktor an, der unabhängig von der aktuellen Wachstumsgeschwindigkeit eine mit dem Alter der Zellen fortschreitende Einschränkung der Streckungsmöglichkeit bedingt.

Die bisher angeführten Gesichtspunkte sprechen alle für die Annahme einer gewissen Parallelität zwischen der durchschnittlichen Wachstumsgeschwindigkeit und der Endlänge, sind aber natürlich für das Aufstellen einer allgemeinen Regel unzureichend. Es kommen auch, besonders hinsichtlich der Wirkung des Temperaturfaktors, auffallende Abweichungen vor; diese haben ihren Grund in einer bisweilen vorkommenden Steigerung der Länge der grossen Periode bei niedriger Temperatur, welche die Herabsetzung der Wachstumsgeschwindigkeit aufwiegen und überkompensieren kann (Sierp 1920, Silberschmidt 1928). Der Grund für dieses Ver-

halten dürfte darin zu suchen sein, dass niedrige Temperatur nicht nur die Streckungsgeschwindigkeit herabsetzt, sondern auch die Dehnbarkeit der Zellwände durch eine Hemmung der Apposition und der Alterungsvorgänge bewahrt.

Auch bezüglich des Wachstums in nicht allzu hohen Lichtstärken scheinen abweichende Verhältnisse auftreten zu können. Bei *Avena*-Koleoptilen hat schon Vogt (1915 *p.* 241) relativ lange andauernde Steigerungen der Wachstumsgeschwindigkeit in schwachem Glühlicht gefunden, und Sierp (1918, 1920), der dem ganzen Verlauf der grossen Periode unter verschiedenen Bedingungen folgte, fand im Licht eine initiale Wachstumssteigerung, die jedoch relativ schnell von der Hemmung abgelöst wurde, welche zur Abkürzung der Periode und Verminderung der Endlänge führt. Auch Silberschmidt (1928) hat dieses bis auf weiteres ziemlich rätselhafte Phänomen beobachtet. Möglicherweise entspricht die erste Phase der Lichtstimulation bei Aufhebung des Etiolementes der Blattspreiten; bei Kultur in absolutem Dunkel von der Keimung an, bleibt die Koleoptile klein, während sich das Mesokotyl exzessiv entwickelt (vgl. S. 69, sowie Johnston 1937).

Ob bei der Internodienstreckung eine entsprechende initiale Lichtstimulation vorkommt, erscheint ungewiss. Silberschmidts (1928) Beobachtungen betreffs der *Pisum*-Internodien kann etwas derartiges nicht entnommen werden, und die von Jacobi (1914) als Beweis für eine Wachstumssteigerung des Hypokotyls von *Phaseolus vulgaris* nach Beleuchtung mit schwachen Lichtdosen vorgelegten Messungen sind nicht überzeugend. Hier sei auch erwähnt, dass Burkom (1913 *p.* 178—181) die Wachstumsgeschwindigkeit der am schnellsten wachsenden Zone bei exponierten und beschatteten *Ginkgo biloba*-Zweigen ungefähr gleich fand, weshalb die grössere totale Wachstumsgeschwindigkeit der letzteren in der Hauptsache auf einer Verlängerung der wachsenden Zone beruhen würde, ein Faktor, dem Godlewski (1891 *p.* 289) bei etiolierten *Phaseolus*-Epikotylen früher eine gewisse, wenn auch sekundäre Bedeutung zugeschrieben hat.

Die Frage über die Wirkung des Lichtes auf die grosse Periode der Zellstreckung wird durch diejenigen Fälle sehr kompliziert, wo Zellen, die ihr Wachstum im Licht abgeschlossen haben, durch Verdunkelung dazu gebracht werden, eine weitere Streckung durchzumachen (*Ceratophyllum*-Internodien etc., siehe S. 22). Unsere Kenntnis der Mechanismen, welche das Aufhören des Streckungswachstums bedingen, muss unter allen Umständen als höchst präliminär und fragmentarisch betrachtet werden, und eingehende Studien über den Verlauf der grossen Periode bei variierten Beleuchtungsverhältnissen scheinen für die fortgesetzte Erforschung der Natur der photomorphotischen Reaktionen von grösster Bedeutung zu sein.

VI. Rückblick auf den physiologischen Teil.

Die in Kap. II vorgenommene Besprechung der Photomorphosen, d. h. der durch das Licht bedingten Modifikationen des Baues der Pflanzen, zeigt, dass dieselben von sehr verschiedenartiger Natur sind und dass sich keine generellen Regeln für die Lichtwirkungen aufstellen lassen. Bei ihrer Erforschung muss man unter solchen Umständen in erster Linie versuchen, verschiedene Gruppen von Photomorphosen einheitlicherer Art zu unterscheiden.

Hinsichtlich der höher organisierten Pflanzen wurde bereits in der Einleitung darauf hingewiesen, dass es zweckmässig ist, die Lichtwirkungen auf die embryonale Wachstumsphase und die auf das Streckungswachstum auseinanderzuhalten. Die ersteren sind einstweilen nur einer in weiterem Sinne reizphysiologischen Betrachtungsweise zugänglich, während das Ziel bei den letzteren eine durchgeführte Kausalanalyse sein kann. Eine solche Zweiteilung der wachstumsphysiologischen Probleme wurde schon von Sachs (1882 *p.* 628) vorgenommen und entspricht auch der modernen Unterscheidung von „Meresis" und „Auxesis" (vgl. Burkholder 1936 *p.* 98). Die Grenze ist jedoch keineswegs scharf, und namentlich bezüglich des extremen Dunkeletiolements scheint variierende Zellenzahl in Internodien und Blattstielen eine grosse Rolle spielen zu können (S. 18).

Bei Erörterung der Bedeutung der Lichtqualität für die Formbildung der höheren Pflanzen fanden wir es ferner notwendig, von der gewöhnlichen Annahme abzugehen, dass die morphogenetischen Wirkungen generell im kurzwelligen Teil des Spektrums lokalisiert seien. Statt dessen mussten wir mehrere verschiedene Reaktionsmechanismen mit verschiedener Spektralabhängigkeit voraussetzen (S. 61).

Bei der Beseitigung des extremen Dunkeletiolements durch schwache Lichtdosen nahmen wir ein vorzugsweise rotempfindliches Reaktionssystem als wirksam an. In den Stengelteilen führt dieses möglicherweise in erster Linie zu einer Hemmung der Zellteilung, während es in den Blattspreiten anregend auf das Streckungswachstum wirkt.

Bei stärkeren Lichtdosen kann, wenigstens im Keimlingsstadium, eine vorzugsweise blauempfindliche Hemmung der Stengelstreckung auftreten (vgl. das 1. Internodium bei *Pisum*, Exp. V). Einen sicheren Einblick in den hierbei wirksamen Reaktionsmechanismus hat man nicht. Direkte Lichtwirkungen auf den physikalisch-chemischen Zustand des Plasmas und der Zellwände (S. 65) sind denkbar, aber ihre Rolle lässt sich bis auf weiteres nicht genau angeben. Eine gewisse Anknüpfung an die oft exklusiv blauempfindlichen (carotinoidsensibilisierten) phototropischen Prozesse

ist wohl wahrscheinlich, aber gleichfalls schwer zu beurteilen. In erster Linie könnte man an eine Auxin-Inaktivierung denken, aber da das Licht auch die Bildung und Freimachung der Auxine beeinflusst, ist das Problem sehr kompliziert (S. 71).

Sowohl hinsichtlich der rotempfindlichen Schwachlichtreaktionen als der Blaueffekte (die sich auch in der Wachstumsart der Blattspreiten äussern können, siehe S. 50) sind wir also einstweilen in der Hauptsache auf eine reizphysiologische Betrachtungsart angewiesen. Bei der Formbildung der höheren Pflanzen unter solchen Lichtverhältnissen, dass ihre weitere Existenz gesichert ist, spielen jedoch wahrscheinlich die trophischen Reaktionen (S. 62, 73–79) die wichtigste Rolle, und betreffs dieser ist die kausale Analyse des Reaktionsverlaufs wenigstens schematisch durchführbar. Das erste Glied besteht in der CO_2-Assimilation, und die Erfahrungen über deren Spektralabhängigkeit müssen also auf die Formbildung übertragen werden können; jedoch sind Komplikationen durch andere, gleichzeitig wirkende Reaktionsmechanismen denkbar.

Bei suboptimaler Kohlehydratmenge ist das Wachstum überhaupt begrenzt, und infolge verschiedener Konkurrenzkraft treten Verschiebungen in der Grösse der einzelnen Organe ein. Im Spross scheint indes die Kohlehydratmenge das für die Grössenentwicklung optimale Niveau ziemlich rasch zu erreichen, und weitere Vermehrung führt zur Bildung kleinerer und kleinzelligerer Organe, oft unter Veränderung ihrer Proportionen. Die Hemmung der Zellstreckung können wir uns dabei bedingt denken teils durch gesteigerte Abscheidung von Zellwandmaterial vom Protoplasten, teils durch eine osmotisch hervorgerufene Entquellung der Intermizellarsubstanz der Zellwand. In beiden Fällen vermindert sich dabei die plastische Dehnbarkeit der Zellwand. Die gleichzeitige Entquellung des Plasmas könnte ferner zu einer Hemmung der embryonalen Wachstumsprozesse führen, möglicherweise mit einer bleibenden Herabsetzung der Zellenzahl der Organe als Folge.

Das trophische Reaktionssystem kann natürlich auch durch andere äussere Faktoren als die Lichtstärke beeinflusst werden. So scheinen Mangel an Stoffen, die neben den Kohlehydraten für die fortgesetzte Plasmasynthese notwendig sind (S. 78), hoher CO_2-Gehalt der Luft (S. 77) sowie niedrige Temperatur eine Formbildung hervorrufen zu können, die im wesentlichen mit der in starkem Licht auftretenden übereinstimmt. Bei Erklärung der Wirkung des letztgenannten Faktors knüpften wir an die bei Exp. I (S. 31) und V (S. 53) gemachte Beobachtung an, dass die Intensität des embryonalen Wachstums, wie sie sich in der Anzahl neugebildeter Organe widerspiegelt, in erheblichem Grade von der Trockensubstanzproduktion unabhängig ist, dagegen stark durch die Temperatur beeinflusst

wird (S. 86). Wenigstens innerhalb eines gewissen Temperaturbereichs bewirkt eine Temperatursenkung eine stärkere Hemmung der Plasmasynthese als der CO_2-Assimilation, und die Folge ist eine Anhäufung von Kohlehydraten.

Insoweit das trophische Reaktionssystem osmomorphotisch ist (S. 72) und in der Weise wirkt, dass es eine Entquellung von Plasma und Zellwänden hervorruft, erhält es weitere Anknüpfungspunkte an die von der zugänglichen Wassermenge beherrschten morphologischen Prozesse (S. 79), und die Grenze dürfte noch mehr dadurch überbrückt werden, dass Wassermangel eine Ansammlung von Kohlehydraten verursachen kann.

Die Effekte der Lichtintensität bei konstanter Lichtquantität (S. 36) können natürlich nicht mit dem trophischen Reaktionsmechanismus in Zusammenhang gebracht werden. Sie wurden ja auch bei Keimpflanzen, die hauptsächlich auf Kosten ihres Reservestoffvorrats wuchsen, konstatiert.

Teil II.

ÖKOLOGISCHE STUDIEN.

VII. Einleitung.

Bei der Entwicklung in ihrem natürlichen Milieu sind die Pflanzen dem Einfluss stark variierender äusserer Faktoren ausgesetzt, und ein kausales Verständnis des Formbildungsresultats setzt einerseits eine quantitative Beschreibung dieser Faktoren sowie andererseits eine physiologische Kenntnis nicht bloss der Wirkungen der einzelnen Faktoren, sondern auch ihres morphogenetischen Zusammenspiels voraus. Unter diesen Umständen ist es nicht zu verwundern, dass die Ökologie der Aitiomorphosen wenig eingehend bearbeitet ist. Gewöhnlich hat man sich mit einer qualitativen Beschreibung vorhandener Modifikationen begnügt, kombiniert mit einer gleichfalls qualitativen Charakteristik des Milieus.

Will man die diesbezüglichen Fragen eingehender behandeln, so liegt es nahe, sich zunächst auf ein solches natürliches Milieu zu beschränken, in dem einer der Faktoren eine starke und regelmässige Abstufung zeigt, während die übrigen möglichst konstant sind. Der Ökologe muss mit andern Worten ebenso wie der Laboratoriumsphysiologe versuchen, die Wirkungen einer bestimmten Variablen zu isolieren, wenn auch die Natur in dieser Beziehung viel begrenztere Möglichkeiten bietet als das Laboratorium.

Die Variation des Lichtfaktors ist in der Regel von Veränderungen der anderen ökologischen Faktoren begleitet. So ist ein niedriger Wert der relativen Lichtstärke oft mit vermehrter Luftfeuchtigkeit verbunden, und das vergleichende Studium der Formbildung der Landpflanzen an exponierten und schattigen Standorten ist deshalb unter anderm durch die Notwendigkeit erschwert, die Stärke der photo- und hygromorphotischen Momente abzuwägen. Hierzu kommt, dass die relative Lichtstärke, soweit sie durch die Beschattungswirkungen umgebender Pflanzen bedingt ist, starke zeitliche Schwankungen und eine sehr unregelmässige örtliche Variation aufweisen kann. Eine von diesem Gesichtspunkt aus günstigere Ausgangslage bieten beispielsweise die Höhlenpflanzen, welche auch recht gute und eindeutige Beispiele für die formativen Wirkungen des Lichtes geben können (vgl. Morton 1927).

Um ein Milieu zu finden, in dem ein regelmässiger Lichtgradient mit einer völlig konstanten Wasserversorgung verbunden ist, müssen wir uns jedoch dem Wasser und den submergierten Pflanzen zuwenden. In der epilimnischen Wasserschicht der Binnenseen begegnen uns Verhältnisse, welche die Forderung der isolierten Variation eines Faktors bei Konstanz der übrigen erfüllen, soweit dies überhaupt in der Natur möglich erscheint. Das Wasser hat infolge der ständigen Bewegung homogene chemische Beschaffenheit und gleichmässige Temperatur, während der Lichtfaktor eine regelgebundene Vertikalvariation aufweist, deren Stärke von See zu See wechselt und dadurch Parallelen schafft, welche bei nicht allzu grossen Differenzen in wasserchemischer und thermischer Beziehung bis zu gewissem Grade koordiniert werden können. Die wichtigsten Komplikationen sind durch Variationen der Bodenbeschaffenheit, der soziologischen Verhältnisse u. dgl. bedingt.

Die Studien über die morphogenen Wirkungen des Lichtfaktors unter natürlichen Verhältnissen, welche hier mitgeteilt werden sollen, betrafen die Pflanzen in einer Anzahl südschwedischer Seen mit verschiedenem Humusgehalt des Wassers. Die physikalischen und chemischen Milieufaktoren in diesen Seen sind ausführlich von Åberg & Rodhe (1942) beschrieben worden, so dass Einzelheiten in dieser Hinsicht hier nicht mitgeteilt zu werden brauchen. Eine Übersicht über die lichtklimatischen Verhältnisse wird in Kap. VIII gegeben. Alle dort angeführten Werte sind relativ und beziehen sich auf die über der Wasseroberfläche herrschende Lichtstärke. Eine nähere Charakteristik der Variationen der letzteren ist in dem vorliegenden Zusammenhang nicht erforderlich, und wir können uns bezüglich dieser Frage mit einem Hinweis auf die Darstellungen von Sauberer & Ruttner (1941 *p.* 7—27) und Åberg (1941 *p.* 27—31, 82) sowie auf die bei Åberg angeführten Arbeiten von Aurén begnügen. Die morphologischen Beobachtungen beschränkten sich gänzlich auf die submersen Rosettenpflanzen und betrafen unter diesen hauptsächlich *Lobelia Dortmanna* L., welche allgemein in den untersuchten Seen vorkommt und mit einer scharf begrenzten Tiefenlage eine für Messungen gut geeignete Morphologie verbindet.

VIII. Das Lichtklima.

Die *in situ* ausgeführten Lichtmessungen sind bei Åberg & Rodhe (1942 *p.* 51) in einer Tabelle über durchschnittliche vertikale Extinktionskoeffizienten (ε) zusammengefasst. Ein anschaulicheres Bild des Ein-

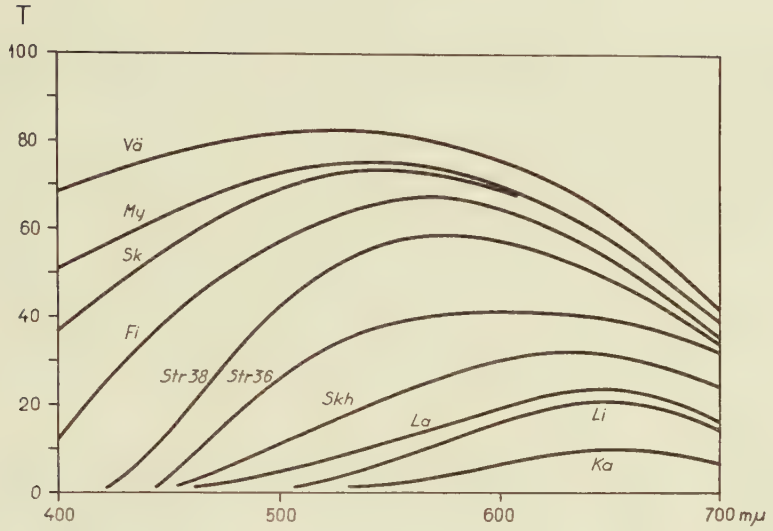


Abb. 15. Spektrale Transmissionskurven der untersuchten Seen (vgl. S. 97). T = prozentuale Transmission pro m.

flusses der Wasserbeschaffenheit auf das subaquatische Lichtklima gibt Abb. 15, wo die prozentuale Transmission pro m (T) und ihre ungefähre spektrale Verteilung dargestellt ist. Die Kurven für die Seen Lindhults Göl und Kalven sind auf Grund von *in vitro* bestimmten Extinktionskoeffizienten (η) gezeichnet (*l. c. p.* 66); eine typische Kurve für den Ryssegöl würde zwischen „La" und „Li" fallen.

Aus den ε-Werten können wir leicht die ungefähre Lichtstärke in einer bestimmten Tiefe durch folgende Formel rekonstruieren:

$$I_M = 93 \cdot e^{-\varepsilon M}, \tag{1}$$

oder mit dekadischen Logarithmen:

$$\log I_M = 1{,}9685 - 0{,}4343\ \varepsilon M, \tag{2}$$

wo I_M der Wert der subaquatischen Lichtstärke in der Tiefe M m ist, ausgedrückt in Prozenten der über dem Wasserspiegel herrschenden Lichtstärke. Die Oberflächenverluste sind dabei mit 7 % angesetzt (*l. c. p.* 15). Bei einem Vergleich zwischen den auf diese Weise berechneten Werten und den direkt gemessenen (*l. c.* Tab. 3—19) ist unter anderm zu beachten, dass die letzteren nicht im Hinblick auf die verschiedenen Reflexionsverhältnisse im Photometerfenster in Luft- und Wasserlage korrigiert sind. Einige der Messungen (Tab. 3, 4, 7 *b*—*hr*, 10, 15) wurden mit einem Fenster aus klarem Glas vorgenommen, und unter diesen Umständen vermindern sich die Reflexionsverluste im Fenster beim Eintauchen ins Wasser um ca.

Tab. 17. Messungen der vertikalen Lichtverteilung in einigen Seen. Korrigierte Werte aus Tab. 3—16 bei Åberg & Rodhe (1942). Abkürzungen der Seenamen siehe S. 97. *b*, *gr* und *hr* bezeichnen ein blaues, ein grünes und ein hellrotes Spektralgebiet mit den ungefähren optischen Schwerpunkten 460, 530 bzw. 630 mμ (*l. c. p.* 11). I = relative Lichtstärke. E = relative Intensität der Strahlung im Gebiet 400—700 mμ. M = Tiefe in Meter.

	Vä 4.7.1937 2 lmg Pt				My 20.8.1937 4 lmg Pt				Sk 28.7.1936 7 lmg Pt				Sk 14.8. 1937 4 lmg Pt				
M	I_b	I_{gr}	I_{hr}	E	I_b	I_{gr}	I_{hr}	E	I_b	I_{gr}	I_{hr}	E	I_b	I_{gr}	I_{hr}	E	M
3	41	53	27	41	19	45	20	28	18	40	26	28	22	44	32	33	3
4	30	45	18	31	12	34	13	20	10	31	17	19	15	34	20	23	4
5	24	37	12	24	8,0	27	8,0	14	6,1	23	10	13	8,7	27	12	16	5
6	19	30	7,9	19	4,9	20	4,9	10	3,6	18	7,1	9,5	5,1	21	8,1	11	6
8	12	20	3,6	12	2,0	11	1,9	5,0	1,2	9,1	2,8	4,4	2,4	13	3,2	6,1	8
10	6,8	13	1,6	7,3	0,9	5,9	0,9	2,6	0,5	4,7	1,2	2,1	0,9	7,6	1,2	3,2	10

	Fi 23.7.1936 9–10 lmg Pt				Fi 7.8.1937 10 lmg Pt				Fi 10.8.1938 9 lmg Pt				Skh 14.7.1937 63–66 lmg Pt				
M	I_b	I_{gr}	I_{hr}	E	I_b	I_{gr}	I_{hr}	E	I_b	I_{gr}	I_{hr}	E	I_b	I_{gr}	I_{hr}	E	M
3	5,2	38	12	19	5,6	25	19	17	14	30	21	22	1,1	15	32	16	1
4	2,1	25	7,6	12	2,3	17	12	10	6,8	20	12	13	0,1	2,6	9,8	4,2	2
5	0,9	16	4,0	7,0	1,0	11	7,1	6,3	3,6	13	6,3	7,6	0,0	1,1	5,4	2,2	2,5
6	0,4	11	2,1	4,5	0,5	6,3	4,1	3,6	1,7	8,7	4,0	4,8	0,0	0,5	3,0	1,2	3

	Str 18.7.1936 32–35 lmg Pt				Str 13.6.1937 38 lmg Pt				Str 30.7.1937 33 lmg Pt				Str 16.7.1938 27 lmg Pt				
M	I_b	I_{gr}	I_{hr}	E	I_b	I_{gr}	I_{hr}	E	I_b	I_{gr}	I_{hr}	E	I_b	I_{gr}	I_{hr}	E	M
1	5,8	41	42	29	7,2	41	43	30	8,2	34	45	29	20	59	61	46	1
2	0,5	16	18	11	0,7	17	20	13	1,0	13	20	12	3,9	32	34	23	2
3	0,1	5,4	7,4	4,3	0,1	5,9	9,3	5,1	0,2	5,0	8,7	4,6	1,0	16	18	12	3
4	0,0	1,9	3,0	1,6	0,0	2,1	4,3	2,1	0,0	1,8	4,0	1,9	0,3	8,2	9,6	6,0	4
5	0,0	0,7	1,2	0,6	0,0	0,8	1,8	0,9	0,0	0,7	1,9	0,9	0,1	4,3	5,3	3,2	5

10 %: die Wasserwerte sind also mit 0,9 zu multiplizieren. In der überwiegenden Anzahl der Fälle wurde jedoch ein Photometerfenster aus Milchglas verwendet, wobei die Rückstrahlung aus dem Fenster bei dessen Submersion stark zunimmt. Die in der Grenzfläche Glas-Luft totalreflektierte Strahlung kann nämlich nun in die freie Wassermasse hinaustreten (Atkins & Poole 1933). Die mit Milchglasfenster erhaltenen Wasserwerte

liegen deshalb ca. 10 % zu niedrig und sind mit 1,1 zu multiplizieren. Nach diesen Korrektionen ist noch die ziemlich schwer zu eliminierende Wirkung des Bootsschattens zu berücksichtigen. In den oberflächlichen Wasserschichten verursacht dieser in den *gr*-Serien gewöhnlich eine Herabsetzung um ca. 5 %, aber bei stärkerer Bewölkung kann der Wert bis auf mindestens 10 % steigen.

Die beste Methode für die Korrektion der direkt gemessenen Lichtwerte scheint unter diesen Umständen darin zu bestehen, dass man die Messungsserie auf das Niveau 0 m extrapoliert und dann sämtliche Werte mit dem Faktor multipliziert, der die Ziffer 93 für dieses Niveau gibt. Auf diese Weise wurden die in Tab. 17 zusammengestellten *I*-Werte erhalten.

Im Verlauf der Untersuchung zeigte sich, dass sich die Wasserfarbe der Seen und damit ihr Lichtklima relativ rasch verändern konnte. Eine ausführliche Erörterung dieser Verhältnisse und ihrer Ursachen findet man bei Åberg & Rodhe (1942). Die dort angeführten Ziffern für die zeitliche Variation der Farbe des Oberflächenwassers seien hier durch folgende Zusammenstellung ergänzt. (Die eingeklammerten Werte wurden durch Umrechnung von Methylorangewerten auf lmg Pt gewonnen und sind als ziemlich unsicher zu betrachten.)

Vättern (Vä), *1937*, 23.6: 2, 4.7: 2, *1938*, 19.6: 3, 14.8: 0 lmg Pt.
Mycklaflon (My), *1935*, 21.7: (6), *1937*, 23.6: 4, 6.7: 4, 20.8: 4, *1938*, 19.6: 5, 14.8: 3.
Skären (Sk), *1935*, 12.7: (8), *1936*, 28.7: 7, *1937*, 19.6: 4, 13.7: 4, 14.8: 4.
Fiolen (Fi), *1934*, 2.8: (8), *1935*, 20.7: (17), *1936*: (10)–9, *1937*: 13–10, *1938*: 9.
Stråken (Str), *1934*, 6.8: (28), *1935*, 9.7: (34), *1936*: (41)–32, *1937*: 39–28, *1938*: 28–18.
Skärshultsjön (Skh), *1934*, 18.7: (52), *1935*, 9.7: (73), *1937*: 75–55, *1938*: 62–42.
Lammen (La), *1934*, 31.7: (78), *1936*, 24.7: 75, 2.8: 71, 20.8: (87), *1937*, 17.8: 65, *1938*, 3.8: 50.
Ryssegöl (Ry), *1934*, 22.7: (68), 1.8: (92) (Ende Juli dieses Jahres trat eine Regenperiode ein), *1937*, 31.7: 108, *1938*, 3.8: 73, 18.8: 88.
Lindhults Göl (Li), *1934*, 1.8: (120) (vgl. Ry), *1936*, 31.7: 111, *1937*, 18.6: 108, 29.7: 95, 15.8: 90, *1938*, 3.8: 92, 18.8: 99.
Kalven (Ka), *1934*, 31.7: (182) (vgl. Ry), *1936*, 2.8: 120, *1938*, 3.8: 155.

Der Zusammenhang zwischen Extinktionskoeffizienten (ε_{gp}) und Wasserfarbe (*Pt*) ist in Abb. 16 dargestellt. Die Proportionalität ist eine ziemlich gute und kann zur Aufstellung folgender approximativer Formeln

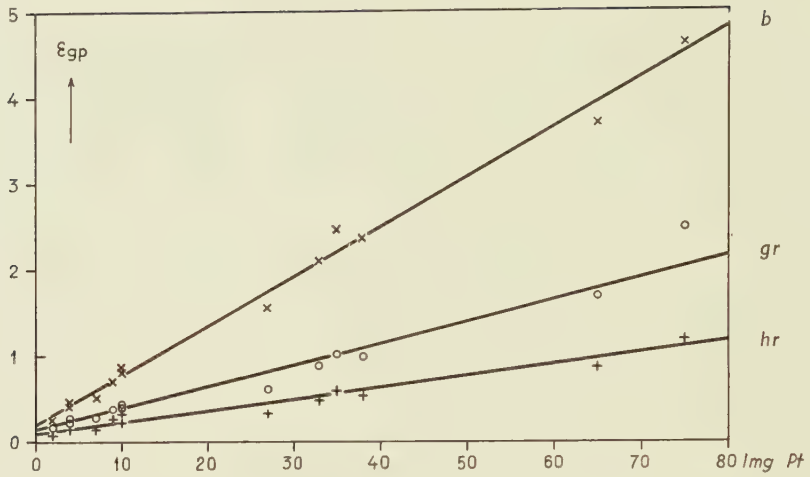


Abb. 16. Der Zusammenhang zwischen Wasserfarbe (1mg Pt) und Extinktionskoefficienten (ε_{gp}) für die Spektralgebiete *b*, *gr* und *hr*.

für die Berechnung der Extinktionskoeffizienten der wasserfremden Stoffe in den untersuchten oligoautotrophen Seen benutzt werden:

$$\varepsilon_{gp} \begin{cases} \varepsilon_b = 0{,}20 + 0{,}0572\ Pt. \\ \varepsilon_{gr} = 0{,}15 + 0{,}0250\ Pt. \\ \varepsilon_{hr} = 0{,}08 + 0{,}0136\ Pt. \end{cases} \tag{3}$$

Die Grenzwerte für $Pt = 0$ können auf die Wirkung von schwach selektivem Seston zurückgeführt werden. Um direkt die totalen Extinktionskoeffizienten zu erhalten, brauchen wir nur den Extinktionskoeffizienten des reinen Wassers (ε_w) hinzuzuaddieren und erhalten dann folgendes Formelsystem:

$$\varepsilon_t \begin{cases} \varepsilon_b = 0{,}20 + 0{,}0572\ Pt. \\ \varepsilon_{gr} = 0{,}18 + 0{,}0250\ Pt. \\ \varepsilon_{hr} = 0{,}37 + 0{,}0136\ Pt. \end{cases} \tag{4}$$

Mit Hilfe der Formeln (1) und (4) sowie eines in lmg Pt ausgedrückten Farbwertes können wir leicht die ungefähre Lichtstärke in einer beliebigen Tiefe jedes der untersuchten Seen rekonstruieren. Ferner ist es sehr wahrscheinlich, dass die Formeln approximativ auch für andere oligoautotrophe Seen mit verschiedener Humuszufuhr aus umgebenden Mooren gelten. Hierfür sprechen unter anderm die gleichartigen Zusammenhänge zwischen Extinktionskoeffizienten und Wasserfarbe („settled waters"), die sich aus amerikanischen Daten herleiten lassen (Åberg & Rodhe 1942 *p.* 64).

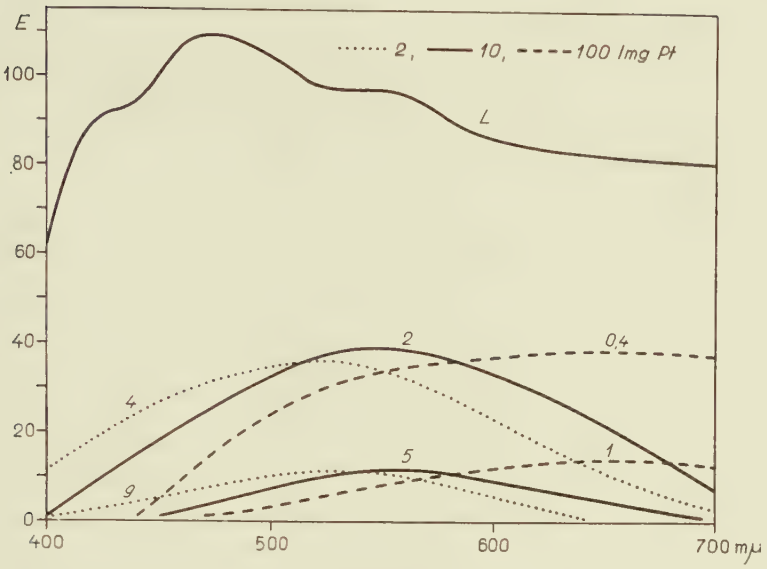


Abb. 17. Die Energieverteilung in dem auf eine frei exponierte, horizontale Fläche fallenden Tageslicht (L) sowie in dem subaquatischen Licht in verschiedenen Tiefen bei einer Wasserfarbe von 2 (punktierte), 10 (ausgezogene) bzw. 100 lmg Pt (gestrichelte Linie). Die Ziffern an den Kurven geben die Tiefe an.

Bei stark abweichendem Sestongehalt verlieren die Formeln natürlich ihre Gültigkeit, und sie dürfen deshalb nicht auf Seen mit einer Relation zwischen Sichttiefe und Wasserfarbe angewandt werden, die stark von der für die hier in Betracht kommenden Seen gefundenen abweicht (*l. c. p.* 60).

In stark gefärbten Seen vermindert sich die Übereinstimmung zwischen gemessenen und berechneten Werten im b-Gebiet infolge der starken Verschiebung des optischen Schwerpunkts und damit des Extinktionskoeffizienten mit zunehmender Tiefe. Wenn das Produkt $M \cdot Pt$ wesentlich niedriger ist als 100, haben deshalb in diesem Fall die berechneten I_b-Werte die Tendenz, etwas zu hoch auszufallen; im entgegengesetzten Fall (Werte $< 0{,}2$ %) ist zu erwarten, dass sie zu niedrig sein werden. Auch im übrigen können natürlich die berechneten I-Werte Abweichungen aufweisen, welche teils auf der Unvollständigkeit der Korrelation zwischen ε und Pt, teils auf den optischen Stratifikationen beruhen, die auch im Epilimnion auftreten können (ungleichmässige Sestonverteilung usw.).

Wegen der zeitlichen Variation der optischen Beschaffenheit des Seewassers erscheint es zweckmässig, bei der weiteren Besprechung des aquatischen Lichtklimas von bestimmten Werten der Wasserfarbe statt von bestimmten Seen auszugehen. Abb. 17 veranschaulicht die ungefähre Zusammensetzung des subaquatischen Lichtes in einigen verschiedenen Tiefen

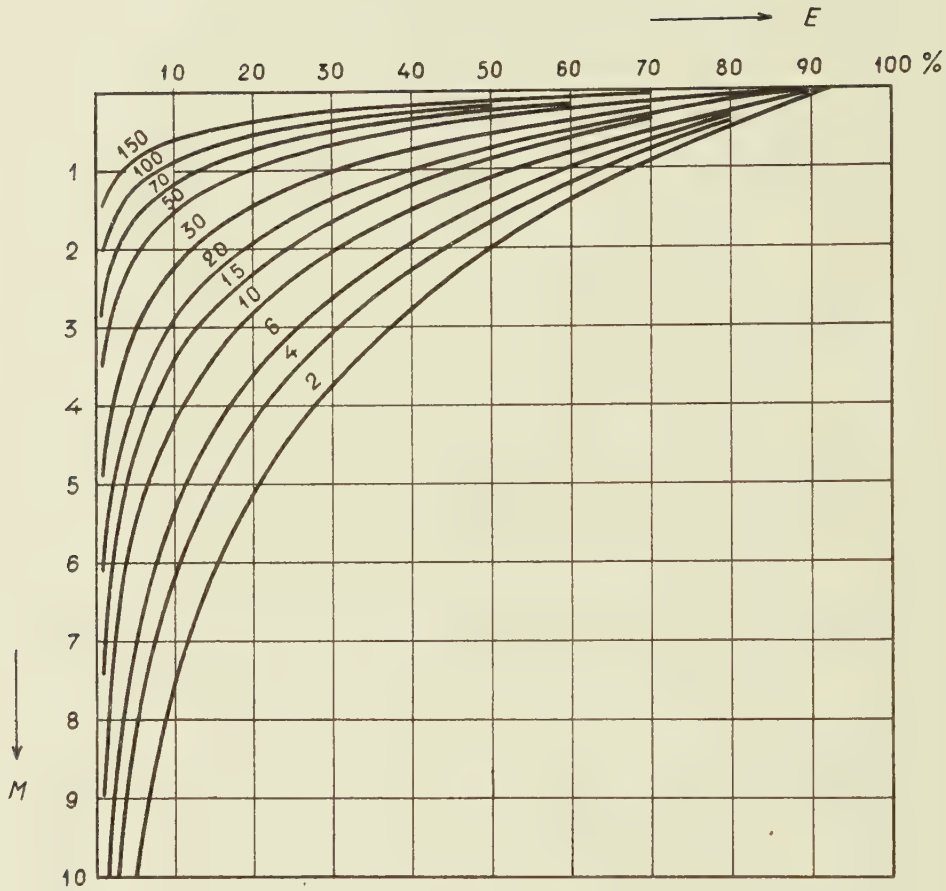


Abb. 18. Die Abnahme der Lichtenergie (E) mit der Tiefe (M m) in oligoautotrophen Seen von verschiedener Wasserfarbe (lmg Pt).

in Wassermassen mit den Farben 2, 10 bzw. 100 lmg Pt. Die Kurve L zeigt die durchschnittliche Energieverteilung des auf eine horizontale Fläche fallenden Tageslichts (Taylor & Kerr 1941, Mittelwerte für „Sun + Sky" und „Overcast Sky") und bildete den Ausgangspunkt bei Konstruktion der übrigen, etwas schematisierten Kurven. Bei der Wasserfarbe 2 müssen wir eine etwa 10-mal grössere Wassertiefe wählen als bei der Farbe 100, um einen vergleichbaren Energiegehalt der Strahlung zu erhalten, und infolge der grossen Tiefe tritt die Eigenabsorption des Wassers in dem Gebiet 600—700 mμ stark hervor. Bei der Wasserfarbe 100 wird dagegen die Absorption ganz von den im Wasser enthaltenen Humusstoffen beherrscht und das Energiemaximum gerade in das Gebiet 600—700 mμ verschoben.

Einen ungefähren Wert für die relative Energie des subaquatischen Lichtes (E) in dem Gebiet 400—700 mμ kann man erhalten, indem man die Grösse der Flächen bestimmt, welche von Kurven der Art begrenzt werden, die in Abb. 17 dargestellt sind, und dieselben durch die von der Kurve L begrenzte Fläche dividiert. Einfacher, aber mit völlig ausreichender Approximation können wir jedoch Relativwerte für die Totalenergie in dem angegebenen Gebiet gewinnen, wenn wir die *b*-, *gr*- und *hr*-Werte als repräsentativ für drei ungefähr gleichwertige Spektralgebiete betrachten und eine einfache Berechnung ihres Mittelwertes vornehmen:

$$E_{400-700\ m\mu} \approx 1/3\ (E_b+E_{gr}+E_{hr}) = 1/3\ (I_b+I_{gr}+I_{hr}). \qquad (5)$$

Die auf diese Weise gefundenen Zahlen weichen in der Regel um höchstens 10 % ihres Betrags von den planimetrisch bestimmten ab.

Unter Anwendung der Formeln (1), (4) und (5) wurde das Diagramm in Abb. 18 konstruiert, welches leicht eine ungefähre Schätzung der relativen Lichtstärke bei verschiedener Wassertiefe und Wasserfarbe ermöglicht. Eine horizontale Linie liefert eine Reihe Schnittpunkte, welche die Variation der Lichtstärke mit der Wasserfarbe bei einer bestimmten Tiefe angeben. Eine vertikale Linie dagegen gibt die Tiefenwerte, bei denen die Lichtstärke trotz verschiedener Wasserfarbe gleich ist.

IX. Die Morphologie natürlicher Populationen von *Lobelia* und *Isoëtes*.

In den Sommern 1932 und 1934 wurden Messungen an ungefähr 500 *Lobelia*-Rosetten vorgenommen, die in verschiedener Tiefe in einigen der Seen gesammelt worden waren, deren Lichtklima im vorigen Kapitel beschrieben wurde. Angaben über die Lage, Grösse usw. der Seen finden sich bei Åberg & Rodhe (1942 *p.* 18—29, 183—185). Die Messungsresultate sind in Tab. 18 zusammengestellt.

Bei der Sammlung wurde in der Regel danach gestrebt, möglichst frei wachsende Rosetten zu erhalten. In seichtem Wasser kann man gewöhnlich völlig einzeln stehende Exemplare bekommen, aber in grösserer Tiefe ist der Boden oft von einem mehr oder weniger zusammenhängenden Isoëtidenteppich bedeckt. In diesem letzteren Falle wurden, wenn möglich, von der Wasseroberfläche aus gut sichtbare Rosetten gewählt. — In zwei Fällen wurden absichtlich solche Rosetten gesammelt, die mit Schlamm oder Förna bedeckt waren und also unter stark verschlechterten Lichtver-

Tab. 18. Messungen von *Lobelia*-Rosetten, die in verschiedenen Wasser- sammelt wurden. Bezeichnungen siehe S. 108. Nach der aktuellen Was- gemeinsamen Pegel-

See	Nr.	Datum	Tiefe, cm	*N*	*H*	*W*	*H/W*	Nr.
Fiolen (Fi)	1	25.7.32	ca. 5	13 *s* 2 *b*	27 24	41 56	0,66 0,48	1
	2	23.7.32	20–24	9 *s* 6 *b*	31 31	47 55	0,65 0,58	2
	3	25.7.32	110–120	13 *s*	36	53	0,69	3
1932 ○	4	23.7.32	145–150	9 *s* 6 *b*	47 53	83 74	0,58 0,72	4
	5	25.7.32	170–180	5 *s* 3 *b*	40 34	54 57	0,74 0,60	5
	6	26.7.32	200	4 *s* 2 *b*	31 31	47 58	0,66 0,54	6
	7	7.7.34	36–39	7 *s*	16	42	0,39	7
1934 ●	8	25.7.34	140–145	8 *s* 6 *b*	27 21	41 50	0,67 0,43	8
	9	25.7.34	180	7 *s* 8 *b*	34 36	52 60	0,66 0,60	9
	10	25.7.34	195–203	7 *s* 3 *b*	29 29	46 56	0,77 0,52	10
Stråken (Str)	11	26.7.32	ca. 5 (13)	15 *s*	31	57	0,54	11
	12	11.7.32	40 (36)	14	36	66	0,54	12
1932 (Pegel 24) □	13	17.7.32	80 (80)	5 *s* 11 *b*	34 37	61 85	0,57 0,45	13
	14	11.7.32	90 (86)	12	42	72	0,59	14
	15	17.7.32	120 (120)	6 *s* 11 *b*	48 51	77 91	0,63 0,57	15
	16	11.7.32	130 (126)	12	47	68	0,70	16
1934 (Pegel –5) ■	17	7.7.34	ca. 45 (43)	9 *s*	21	42	0,51	17
	18	7.7.34	ca. 45 (43)	6 *s*	64	61	1,17	18
	19	23.7.34	102 (104)	6 *s* 9 *b*	39 38	72 74	0,54 0,51	19

tiefen in einer Reihe von Seen mit steigender Wasserfarbe (S. 97) eingesertiefe werden, wenn erforderlich, Tiefenziffern angegeben, die zu einem wert reduziert sind.

Nr.	*Al*	*Ad*	*BlZ*	*Al/BlZ*	*N*	*Nb*	*BlL*	*BlBr*	*Bl L/Br*	*D*
1	12,9 14	1,98 2,65	19,5+4,5 17,5+4,5	0,54 0,66	15	92	24,9	3,08	8,1	+0,9
2	13,2 14,2	1,87 2,33	17,6+4,6 15,5+5,0	0,60 0,69	15	95	31,7	3,36	9,5	—0,1
3	17,2	1,68	18,1+4,4	0,76	14	88	34,2	3,22	10,7	+0,8
4	19,1 20,8	2,09 2,63	20,4+4,4 17,7+5,7	0,79 0,89	15	106	50,5	3,64	14,1	—0,1
5	19,9 18,5	2,26 2,73	19,0+7,0 19,0+6,3	0,77 0,73	8	60	36,4	3,71	9,9	—0,1
6	14,5 18,0	1,40 2,15	11,5+5,0 13,5+5,5	0,89 0,98	6	33	31,4	3,17	9,9	+0,4
7	9,1	1,56	16,6+ 2,4	0,48	7	42	21,2	2,66	8,0	+0,5
8	10,7 11,9	1,45 1,98	13,5+ 3,3 11,0+ 6,0	0,65 0,71	14	84	28,0	3,09	9,0	+0,2
9	14,8 26,4	2,10 2,70	16,7+ 4,3 15,7+11,6	0,71 0,95	15	90	37,0	3,51	10,6	+1,8
10	14,6 16,7	2,11 2,63	14,6+ 3,1 10,7+ 7,0	0,83 0,93	10	60	32,7	3,75	8,5	+0,8
11	11,4	2,08	14,5+ 4,3	0,61	15	90	34,4	3,54	9,7	+0,4
12	16,6	2,24	15,1 —	—	14	68	40,2	3,58	11,2	—
13	13,5 20,2	1,72 2,95	15,4+ 2,4 21,6+ 5,0	0,77 0,79	16	92	44,1	3,73	11,8	+0,5
14	20,8	2,36	22,2 —	—	12	60	44,7	3,53	12,7	—
15	18,5 22,9	2,35 3,16	22,0+ 4,2 20,9+ 5,5	0,74 0,86	17	109	53,0	3,78	14,0	+0,2
16	22,7	1,93	20,1 —	—	12	58	48,5	3,35	14,5	—
17	9,4	1,42	14,9+ 3,2	0,52	10	60	25,0	2,81	8,9	+0,5
18	28,9	1,28	11,7+ 3,0	2,18	7	40	59,5	2,70	22,1	+0,6
19	16,0 14,5	2,45 3,29	20,0+ 2,0 15,0+ 1,6	0,74 0,90	15	90	43,0	3,71	11,6	+2,1

Tab. 18

See	Nr.	Datum	Tiefe, cm	*N*	*H*	*W*	*H/W*	Nr.
Skärshultsjön (Skh) ✳	20	14.7.34	ca. 20	5 *s*	21	41	0,52	20
				5 *b*	20	41	0,49	
	21	14.7.34	ca. 62	5 *s*	52	57	0,92	21
				5 *b*	53	58	0,93	
Lammen (La) +	22	14.7.32	ca. 5	15 *s*	30	49	0,61	22
	23	12.7.32	ca. 25	12 *s*	40	61	0,66	23
				3 *b*	34	55	0,61	
	24	1.8.32	40–42	7 *s*	48	69	0,71	24
				5 *b*	46	72	0,66	
	25	14.7.32	ca. 50	5 *s*	43	70	0,62	25
				9 *b*	41	67	0,62	
	26	14.7.32	ca. 75	3 *s*	52	71	0,75	26
				6 *b*	52	69	0,76	
	27	1.8.32	85–90	2 *s*	43	55	0,79	27
				13 *b*	50	69	0,73	
Ryssegöl (Ry) ✳	28	21.7.34	ca. 65	12 *s*	66	66	1,00	28
				3 *b*	72	81	0,88	
Lindhults Göl (Li) △	29	21.7.32	5–8	10 *s*	39	59	0,67	29
				5 *b*	39	68	0,57	
	30	21.7.32	19–21	7 *s*	54	66	0,83	30
				8 *b*	53	72	0,74	
	31	21.7.32	35–37	12 *s*	65	71	0,93	31
				3 *b*	71	73	0,98	
	32	21.7.32	43–48	15 *s*	72	74	0,99	32
	33	6.7.34	30–33	2 *s*	66	93	0,73	33
				8 *b*	61	100	0,62	
Kalven (Ka) ×	34	29.7.32	—10	15 *s*	20	50	0,39	34
	35	29.7.32	2–4	11 *s*	37	64	0,59	35
				4 *b*	36	69	0,52	
	36	29.7.32	19–22	8 *s*	49	60	0,82	36
				7 *b*	48	76	0,63	
	37	29.7.32	25–28	13 *s*	61	60	1,06	37
				2 *b*	46	73	0,64	
	38	31.7.34	10–20	7 *s*	64	61	1,05	38
	39	31.7.34	22	4 *s*	48	64	0,77	39

(Fortsetzung).

Nr.	*Al*	*Ad*	*BlZ*	*Al/BlZ*	*N*	*Nb*	*BlL*	*BlBr*	*Bl L/Br*	*D*
20	8,7 10,4	1,18 1,78	14,2+4,8 11,0+6,6	0,46 0,59	10	60	23,7	2,49	9,6	+1,4
21	17,6 18,0	2,18 2,70	21,8+9,4 18,0+6,8	0,56 0,76	10	60	46,7	3,08	15,2	+1,9
22	10,5	1,77	14,3 —	—	15	74	28,6	3,36	8,6	—
23	16,5 15,3	1,98 2,37	18,0 — 15,0 —	— —	15	75	37,9	3,43	11,1	—
24	22,5 20,2	2,89 3,18	26,8+7,6 19,8+7,8	0,51 0,73	12	76	44,9	3,78	12,1	—0,2
25	21,4 21,3	2,34 2,51	23,6 — 22,4 —	— —	14	70	44,5	3,53	12,7	—
26	20,8 24,2	2,47 3,23	27,3 — 27,0 —	— —	9	45	50,2	3,90	13,0	—
27	17,3 20,8	2,10 2,79	24,5+6,5 21,1+8,2	0,54 0,71	15	97	48,1	3,67	13,4	+0,2
28	19,9 23,0	1,93 2,63	19,8+2,5 17,3+4,7	0,89 1,04	15	90	60,0	3,55	17,0	+0,7
29	11,9 13,4	1,80 2,60	14,2+1,7 12,6+2,8	0,75 0,88	15	91	41,5	3,34	12,6	—0,3
30	16,9 17,2	1,74 2,27	15,1+3,9 12,9+5,0	0,90 0,95	15	92	53,7	3,57	15,1	0,0
31	19,7 27,0	1,71 2,40	17,4+4,2 20,0+7,3	0,91 1,00	15	98	62,4	3,34	18,9	+0,2
32	19,0	1,56	15,9+4,6	0,92	15	92	72,9	3,26	22,7	+0,5
33	22,0 21,0	1,70 2,35	19,5+6,0 15,1+8,0	0,87 0,91	10	58	69,9	3,42	20,5	—2,0
34	10,6	1,86	15,6+4,7	0,52	15	93	27,2	3,11	8,7	+0,3
35	15,0 11,8	2,29 2,47	21,4+4,0 12,3+2,8	0,60 0,83	15	96	40,2	3,31	12,2	—0,7
36	13,9 18,9	1,75 2,52	18,4+3,6 14,7+8,1	0,63 0,82	15	92	49,9	3,32	15,1	+0,3
37	15,5 16,5	1,61 2,45	15,3+6,8 16,0+8,5	0,71 0,63	15	93	52,3	3,26	16,3	+0,5
38	11,9	1,29	13,0+4,4	0,69	8	48	58,1	2,77	21,2	—4,3
39	14,0	1,75	15,8+6,2	0,64	5	30	48,0	3,21	14,9	+0,7

Tab. 18. Bemerkungen:

Fiolen: Übersichtskarte, siehe Åberg & Rodhe (1942 *p.* 183); die Wasserfläche stand am 23.7. und 25.7.1932 42 cm unter der Flechtenlinie, was einem Pegelwert von ca. 76 cm entspricht; im Sommer 1934 betrug der Pegelwert am 7.7. 72 cm und am 2.8. 70 cm. Die Tiefengrenze für *Lobelia* liegt ca. 260 cm unter dem Sommerwasserstand (Thunmark 1931).

1: Vereinzelte Rosetten auf schlammgemischtem Sand am Nordende des Sees (Strängagärdsviken).

2: Am westlichen Strande, etwas südlich von Skog. Einzelne Rosetten zwischen faustgrossen Steinen. Der Standort der Pflanzen wird möglicherweise vom Strandwald ein wenig beschattet.

3: Am westlichen Strande, südlich von Skog. *Litorella-Lobelia*-Teppich (vgl. Thunmark 1931 *p.* 107: Typus 1 b) mit einzelnen Exemplaren von *Isoëtes lacustre*.

4: Am westlichen Strande, etwas nördlich von Skog. Teppich von kleinen *Litorella*-Rosetten mit vereinzelten *Lobelia*-Rosetten an der äusseren Grenze eines *Scirpus lacustris*-Bestandes.

5: Am westlichen Strande, südlich von Skog. Von der Wasseroberfläche gut sichtbare Rosetten in einem *Isoëtes lacustre*-Teppich; von Detritusgyttja überlagerter Ockerboden.

6: Wie 5. In *Isoëtes-Litorella*-Teppich.

7: Vereinzelte Rosetten an dem seichten Sandstrand in Kajsevik.

8: Am westlichen Strande, südlich von Skog. Ockerboden. Teppich von kleinen *Litorella*-Rosetten (ca. 25 pro dm²; *Bl L/D* 19/1,8 mm), *Isoëtes lacustre* (ca. 10 pro dm²; *Bl L/D* 50/1,6 mm) und *Lobelia* (ca. 5 pro dm²).

9: Wie 8. Eine Probe enthielt 13 *Litorella* (*Bl L/D* 27/1,8 mm), 17 *Isoëtes lacustre* (*Bl L/D* 78/2,1 mm) und 3 *Lobelia*-Rosetten pro dm². Die Blattbasen haben oft eine ca. 5 mm lange, weissliche Zone.

10: Wie 8.

Stråken: Übersichtskarte *ibid. p.* 184. Für den Sommer 1932 werden die auf den Pegelwert 24 bezüglichen Tiefenzahlen parentetisch angegeben, während die entsprechenden Ziffern für den Sommer 1934 sich auf den Pegelwert — 5 beziehen. Blomgren & Naumann (1925) geben im Stråken eine Tiefengrenze von 2,4 m für *Lobelia* an, aber bei den beschriebenen Probeflächen und Profilen beträgt sie nur 1,8 m. Ihr Referenzniveau dürfte an der hier verwendeten Pegelskala bei ca. 78 cm liegen, und bei dem Pegelwert 24 würde also die Grenze für das allgemeine Vorkommen von *Lobelia* bei ca. 1,3 m. liegen.

11: Sandstrand bei Ugglehultsön. Zusammen mit *Ranunculus reptans* in einem schütteren Bestand von *Phragmites, Equisetum limosum* und *Scirpus palustris*.

12: Grönvik. Ca. 7 *Lobelia*-Rosetten pro dm².

13: Vor dem Limnologischen Laboratorium. Vereinzelte *Lobelia*-Rosetten (ca. 1 pro dm²) sowie kleine *Litorella*-Rosetten in einem schütteren *Phragmites*-Bestand. Dygyttja.

14: Grönvik. Ca. 5 *Lobelia*-Rosetten pro dm².

15: Vor dem Limn. Lab. Gruppen von *Lobelia*-Rosetten in einem Teppich mit ca. 10 *Isoëtes lacustre*-Rosetten pro dm². Die Rosettenachsen sind oft sympodial. An 5 Rosetten wurde die ganze Blattserie gemessen (Abb. 29).

16: Grönvik. In einem *Isoëtes lacustre*-Teppich.

17: Am westlichen Strande von Kalvudden. Ziemlich dichter Teppich von *Lobelia* und *Litorella*.

18: Wie 17. Vereinzelte, in den Isoëtidenteppich und Bodenschlamm eingesenkte Rosetten. Die Blattbasen sind bis zu einer Länge von durchschnittlich 32 mm weisslich. Die Rosettenachse ist mehr oder weniger stark gekrümmt, oft ungefähr wie ein Angelhaken geformt.

19: Vor dem Limn. Lab. Vereinzelte *Lobelia*-Rosetten in schütterem *Isoëtes lacustre*- und *Litorella*-Teppich. Die Rosettenachsen sind oft sympodial; die *b*-Rosetten haben 1—2 Seitensprosse. An 5 Rosetten wurde die ganze Blattserie gemesen (Abb. 29).

Skärshultsjön: Übersichtskarte *ibid. p.* 185. Am südlichen Ende des Sees. Pegelwert 33 cm.

20: Vereinzelte Rosetten auf Sandboden. Die jüngsten Blätter der *s*-Rosetten sind oft stark hyponastisch gekrümmt.

21: In ziemlich stark schlammbelegtem *Litorella-Isoëtes lacustre*-Teppich. Die Blätter sind basal weisslich (5—10 mm), oft aufwärts spatelförmig erweitert, die jüngsten manchmal hyponastisch gekrümmt.

Lammen: Übersichtskarte, siehe Lillieroth (1938 *p.* 8). Die Flechtenlinie befand sich am 14.7.1932 65 cm und am 1.8.1932 68 cm über der Wasserfläche. *Lobelia* kommt bis zu einer Tiefe von 94 cm vor, unter Beziehung auf den Wasserstand im Juli 1936 (Lillieroth *l. c.*).

22: Kiesstrand bei Kollekällviken. Ca. 5 *Lobelia*-Rosetten pro dm².

23: Vereinzelte Rosetten auf schwach dygemischtem Sand.

24: Die Bucht beim Ausfluss des Sees. *b*-Rosetten mit 2—4 Seitensprossen.

25: Wie 22. Ca. 7 *Lobelia*-Rosetten pro dm². Vereinzelte Exemplare von *Isoëtes lacustre*.

26: Wie 22. Einzelne *Lobelia*-Rosetten in schütterem *Isoëtes lacustre*-Teppich auf schwach dygemischtem Sand.

27: Die Bucht beim Ausfluss des Sees. Dygyttja. Vereinzelte Rosetten in einem *Isoëtes lacustre*-Teppich (ca. 10 Rosetten pro dm², H = ca. 70 mm). *b*-Rosetten mit 1—3 Seitensprossen.

Ryssegöl: Bezüglich dieses und der beiden folgenden Seen wird auf die topographische Karte bei Åberg & Rodhe (1942 *p.* 19) sowie auf die daselbst wiedergegebenen Photographien hingewiesen.

28: Östlicher Strand am nördlichen Ende des *Scirpus lacustris*-Bestandes. Erodierte Torffläche mit fleckenweise vorkommendem, dichtem *Lobelia*-Teppich (ca. 12 Rosetten pro dm²); unter dem Teppich hat sich etwas Dy angesammelt. *Lobelia* kommt hier in einer Tiefe von 58 bis 72 cm vor. *b*-Rosetten mit 1—2 Seitensprossen. Einzelne Blätter sind spatelförmig. — Ungefähr 20 m weiter nördlich wurden ein paar *Lobelia*-Rosetten unmittelbar neben der Strandlinie in einer Tiefe von 36 cm angetroffen: $Bl\ L/Br$ = 15,7.

Lindhults Göl: Kiesstrand im Nordosten. Die Flechtenlinie befand sich am 21.7.1932 23 cm und am 6.7.1934 30 cm über der Wasserfläche. Unter Beziehung auf den letzteren Wasserstand liegt die Grenze für ein reichliches Vorkommen von *Lobelia* in ca. 45 cm Tiefe, während vereinzelte Rosetten bis zu einer Tiefe von 57 cm angetroffen wurden.

29: Die Rosetten kommen vereinzelt oder in kleinen Gruppen vor.

30—33: In *Batrachospermum vagum*-Vegetation von wechselnder Dichte.

Kalven: Kiesstrand an der Landspitze im Nordosten. Die Flechtenlinie war am 29.7. 1932 77 cm und am 31.7.1934 82 cm über der Wasserfläche; die Tiefengrenze für das Vorkommen von *Lobelia* befand sich im ersteren Fall in 33 cm, im letzteren in 28 cm Tiefe.

34: Ca. 10 cm über der aktuellen Wasserfläche. Vereinzelte Rosetten mit mehr oder weniger stark hervortretender Anthozyanfärbung.

35—37: Vereinzelte Rosetten auf dygemischtem Sand. *b*-Rosetten mit 1—3 Seitensprossen. Die Blattbasen haben bisweilen einen Rostbelag.

38: Die Rosetten sind mehr oder weniger stark von Förna (ziemlich grobe Fragmente von *Scirpus lacustris*) überlagert. Blattbasen mit Rostbelag.

39: Vereinzelte Rosetten auf dygemischtem Sand.

hältnissen wuchsen (Nr. 18, 38); und in zwei anderen Fällen standen nur in dichten Teppichen eingeklemmte Rosetten zur Verfügung (Nr. 21, 28). Bei Messung Nr. 4 handelt es sich um Rosetten, deren Lichtversorgung wahrscheinlich durch Umstände herabgesetzt war, die beim Sammeln nicht beachtet wurden.

Gewöhnlich wurden ca. 15 Rosetten aus jeder Tiefe gemessen, wobei folgendermassen verfahren wurde: Nachdem die zahlreichen von der Rosettenachse ausgehenden Wurzeln entfernt und etwaige Blütenstengel an der Basis abgeschnitten worden waren, wurde die Höhe der Rosette (vom Ansatz des ältesten Blattes) und ihre maximale Weite bestimmt. Ausser bei den ersten Messungen wurden hierauf die am basalen Teil der Rosettenachse befindlichen Blattnarben gezählt. Die noch ansitzenden Blätter wurden in aufsteigender Spirale abgepflückt, und ca. 6 der völlig ausgewachsenen Blätter wurden mit regelmässigen Zwischenräumen zwecks weiterer Messung aus der Blattserie genommen. Beim Zählen der Blätter wurden die jüngsten mit einer Länge unter 10 mm nicht mitgerechnet. Die Blattlänge wurde auf 0,5 mm genau gemessen und die Blattbreite durch Messung mit der Lupe auf einer Schnittfläche auf 0,05 mm genau festgestellt. Bei den im Sommer 1932 ausgeführten Messungen wurde das Blatt an der anscheinend breitesten, in der Regel im mittleren Teil des Blattes gelegenen Stelle durchschnitten. Bei allen späteren Messungen erfolgte der Schnitt, während das Blatt gegen die für die Längenmessung benutzte Millimeterskala gehalten wurde, und wurde genau in die Mitte der Länge verlegt. Ferner wurde die Länge der Rosettenachse auf 0,5 mm genau gemessen. Da die äussere Abgrenzung der Achse sehr unregelmässig ist, wurde nicht ihr totaler Durchmesser gemessen, sondern der Durchmesser des Zentralzylinders mit der Messlupe auf einer Anzahl Schnitten festgestellt, worauf der maximale, auf 0,05 mm genau bestimmte Wert notiert wurde. Folgende Bezeichnungen werden verwandt:

N = Anzahl gemessener Rosetten; die sterilen Rosetten sind mit *s* bezeichnet, die blühenden oder mit im Wachstum begriffenen Blütenstengeln versehenen mit *b*.

H = Rosettenhöhe in mm.

W = Maximale Rosettenweite in mm.

Al = Länge der Rosettenachse in mm.

Ad = maximaler Durchmesser des Zentralzylinders der Rosettenachse in mm.

BlZ = Blattanzahl der Rosette, angegeben durch eine Summe, deren erstes Glied die noch ansitzenden und deren zweites die abgefallenen, nach Blattnarben gezählten Blätter bezeichnet.

Nb = Anzahl gemessener Blätter.
BlL = Blattlänge in mm.
BlBr = Blattbreite im mm.

In Tab. 18 werden ferner folgende Quotienten angegeben, welche Mittelwerte der individuellen Quotienten darstellen:

H/W = relative Höhe der Rosetten.
Al/BlZ = Länge der Rosettenachse, dividiert durch die totale Blattzahl.
Bl L/Br = relative Länge der Blätter.

Um eine eventuelle Verschiebung der relativen Blattlänge in der Blattserie hervortreten zu lassen, wurden die Blätter in ältere (= die drei ältesten) und jüngere (= die drei jüngsten der gemessenen Blätter) eingeteilt, worauf die Differenz (*D*) der relativen Länge berechnet wurde; hierbei bezeichnet +, dass die relative Länge der älteren Blätter grösser ist, — das Gegenteil. Dieses Mass ist ziemlich unsicher, und eine Messung der ganzen Blattserie, wie sie später vorgenommen wurde (S. 126), ist natürlich vorzuziehen.

Wir beginnen unsere Besprechung der Messungsergebnisse, indem wir der Variation der Blattform folgen. Abb. 19 gibt eine Vorstellung von den extremen Typen. Von dem verkümmerten „Frühjahrsblatt" (S. 127) einer in seichtem Wasser des Fiolen wachsenden Rosette (*a*) bis zu dem längsten Blatt aus dem Lindhults Göl (*e*) nimmt die Blattlänge um mehr als das 10-fache und die Blattoberfläche über 20-fach zu. Auf sedimentärem Boden, z. B. im Stråken, trifft man grosse, üppige Rosetten an, deren Blätter erhebliche Länge erreichen, während sie gleichzeitig gut in der Breite entwickelt sind (*c*). Wachsen die Rosetten in dichten Teppichen, so können die Blätter mehr oder minder ausgesprochene Spatelform annehmen (*f*, *g*), und bei sehr starker Herabsetzung der Lichtstärke werden sie schmal pfriemenförmig (*h*, *i*).

Die in Tab. 18 angegebenen Ziffern für die Blattdimensionen repräsentieren in der Regel ca. 90 Blätter. Auch in dem in einer bestimmten Tiefe gesammelten Material variieren natürlich die Dimensionen der einzelnen Blätter, wobei sich jedoch Blattlänge und Blattbreite in erheblichem Umfang parallel verändern. Als ein Beispiel hierfür wählen wir Messung Nr. 15 (Stråken, 120 cm), welche 109 Blätter mit einer Länge von 26—80 mm und einer Breite von 2,2—5,4 mm umfasst. Der Mittelwert der Blattlänge (*L*) beträgt 53,0 und die Dispersion 11,2, während sich die entsprechenden Werte für die Blattbreite (*Br*) auf 3,78 und 0,55 belaufen; der Korrelationskoeffizient wurde auf + 0,64 berechnet. Hieraus erhält man folgende Regressionsgleichungen:

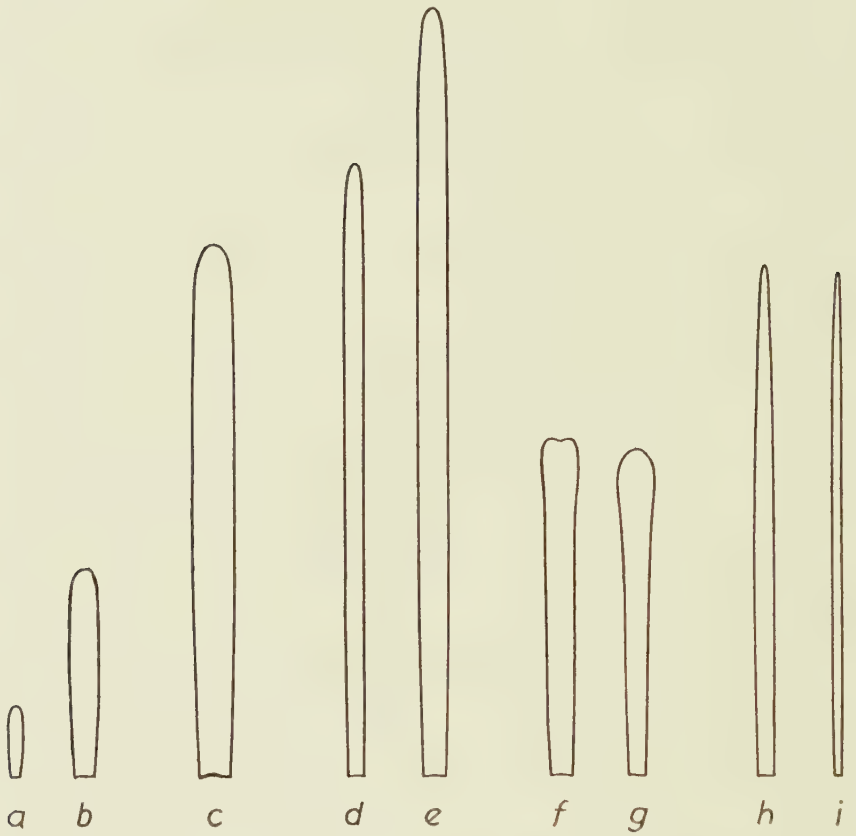


Abb. 19. Extreme Blatt-Typen von *Lobelia Dortmanna* L. Etwas mehr als nat. Gr.

a) „Frühjahrsblatt" aus seichtem Wasser im Fiolen, *L*/*Br* 9/1,9 mm, Tab. 24: 7.
b) Breites „Sommerblatt" aus demselben Milieu, 26/3,6 mm, Tab. 18: 1.
c) Blatt aus 120 cm Tiefe im Stråken, 66/5,3 mm, Tab. 18: 15.
d, *e*) Blätter aus ca. 45 cm Tiefe im Lindhults Göl, 76/2,5 bzw. 93/3,8 mm, Tab. 18: 32.
f, *g*) Spatelförmige Blätter aus ca. 62 cm Tiefe im Skärshultsjön, 42/3,5 bzw. 40,5/2,9 mm, maximale Blattbreite 4,5 bzw. 4,6 mm. Tab. 18: 21.
h) Pfriemenförmig sich verschmälerndes Blatt aus dem Stråken, 63/2,4 mm, Tab. 28: *Lb*.
i) Pfriemenförmig sich verschmälerndes Blatt von Exp. IV: *ur* (Tab. 9), 62/1,4 mm.

$$L = 13{,}0\ Br + 3{,}9;$$
$$Br = 0{,}0314\ L + 2{,}11.$$

Diese Gleichungen werden durch die Linien in Abb. 20 veranschaulicht, wo auch die durchschnittliche Blattbreite (o) für Längenklassen mit einer Weite von 5 mm und die durchschnittliche Blattlänge (×) für Breitenklassen mit einer Weite von 0,3 mm eingezeichnet ist. Durch Anwendung des

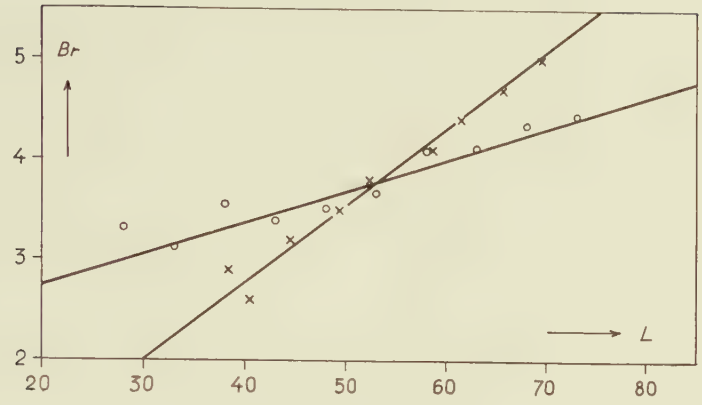


Abb. 20. Der Zusammenhang zwischen Länge (*L*) und Breite (*Br*) bei Blättern aus 120 cm Tiefe im Stråken. Weiteres siehe im Text.

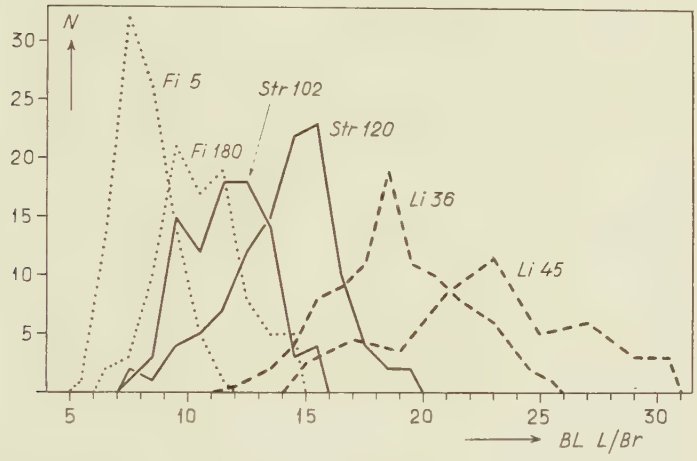


Abb. 21. Die Verteilung der Blätter auf *L/Br*-Klassen. Vgl. Tab. 18: 1, 9, 19, 15, 31, 32; prozentuale Dispersion (100 σ/M) 14,4, 17,0, 15,3, 16,8, 14,8 bzw. 17,8.

Quotienten *Bl L/Br* erhalten wir einen guten Ausdruck für die Formvariation unter Ausschaltung der reinen Grössenvariation. Bei der fraglichen Messung liegt dieser Quotient in dem Gebiet 7,5—19,5; der Mittelwert ist 14,0, die Dispersion 2,33. Abb. 21 stellt die in diesem sowie in einigen anderen Fällen gefundenen Frequenzkurven dar. Die prozentuale Dispersion liegt für sämtliche innerhalb des ziemlich engen Intervalles 14,4—17,8. Die mittleren Fehler der in Tab. 18 angeführten *Bl L/Br*-Werte können unter solchen Umständen allgemein zu etwa 2 % angenommen werden

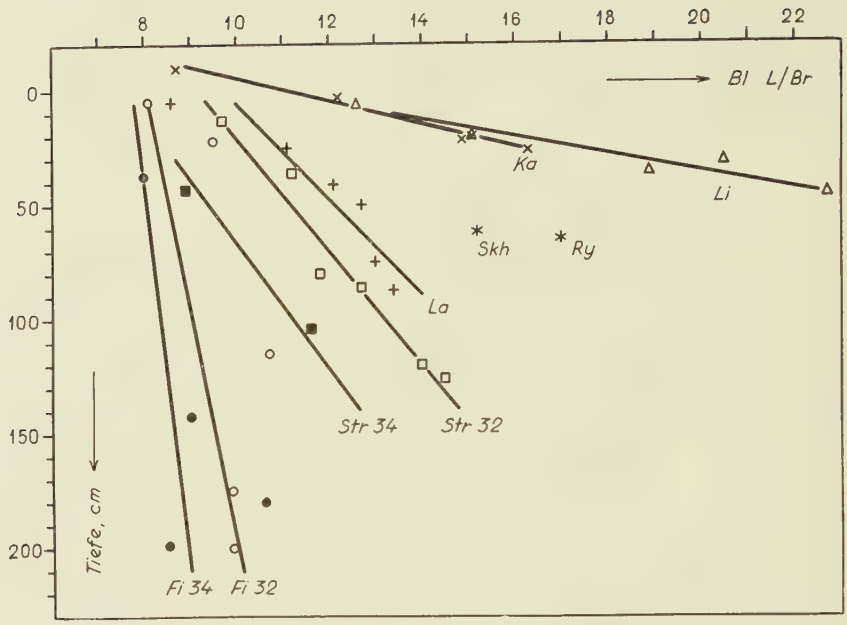


Abb. 22. Der Zusammenhang zwischen relativer Blattlänge und Wassertiefe in den verschiedenen Seen. Vgl. Tab. 18.

und sind verschwindend klein im Vergleich mit den ökologischen Fehlerquellen.

Abb. 22 veranschaulicht die Verschiebung der relativen Blattlänge mit zunehmender Tiefe in verschiedenen Seen. Allgemein scheint zu gelten, dass der Wert etwas mit der Tiefe steigt, und zwar um so rascher, je dunkler die Wasserfarbe ist. Für den Fiolen wurde der abweichende Wert Nr. 4 ausgeschlossen; schon bei der Messung wurde notiert, dass die Blätter auffallend ungleichmässig waren, und die Dispersion des *L Br*-Quotienten ist abnorm hoch (26,5 %). Auch von den Werten Nr. 2, 3 und 9 kann man annehmen, dass sie durch örtliche Faktoren beeinflusst sind (Beschattung durch Steine und Uferwald, Lichtkonkurrenz im Isoëtidenteppich u. dgl.). Im Stråken ist die Verschiebung der Werte mit der Tiefe ziemlich regelmässig, wenigstens wenn man die Messungen der verschiedenen Sommer auseinanderhält. Messung Nr. 18 wurde natürlich ausgeschieden, weil sie sich auf halb in den Boden eingesenkte und mit Schlamm bedeckte Rosetten bezieht. Im Lammen ist die Tendenz ganz klar, ebenso im Kalven, wo Messung Nr. 38 aus denselben Gründen wie bei Nr. 18 ausgeschlossen wurde. Der Wert vom Skärshultsjön dürfte, nach der Wasserbeschaffenheit zu urteilen, links von der Lammen-Kurve gelegen haben. Die Abweichung kann leicht auf

eine Mikroschichtung der Lichtstärke in dem dichten, teilweise schlammbedeckten Isoëtidenteppich zurückgeführt werden, und diese Mikroschichtung ist sicher auch die Ursache der oft augenfälligen Spatelform der Blätter (Abb. 19: *f*, *g*). Gleichartige Umstände haben den Wert vom Ryssegöl mehr oder minder stark beeinflusst. Für den Lindhults Göl sollte man eine Kurve mit schwächerer Neigung erwarten als für den Kalven. Das von ein paar Dezimetern Tiefe abwärts reichliche Vorkommen von *Batrachospermum vagum* hat hier wahrscheinlich mitgespielt und die Lichtversorgung der *Lobelia*-Rosetten herabgesetzt.

Die Annahme, dass die Blattform in der Hauptsache durch den Lichtfaktor bestimmt wird, kann also leicht in grossen Zügen bestätigt werden. Die Faktoren, welche neben der Wassertiefe und der Wasserfarbe die Lichtstärke beeinflussen, erschweren indes erheblich eine quantitative Analyse. Als ein weiteres Beispiel für die Wirkungen der soziologischen Faktoren können Thunmarks (1931 *p.* 110) Messungen von einem *Litorella-Lobelia*-Teppich auf schwach humosem Tonboden im Fiolen angeführt werden. Die Tiefe beträgt 65 cm. Die *Litorella*-Rosetten (135 pro dm^2, $H = 71$ mm) dominieren stark gegenüber den *Lobelia*-Rosetten (6 pro dm^2, $H = 57$, $W = 48$ mm), welche, eingesenkt in den Teppich, offenbar eine stark verminderte Lichtmenge erhalten. Infolgedessen ist die relative Blattlänge sehr gross (ca. 22; $Nb = 15$, *BlBr* auf 0,25 mm genau gemessen).

Komplikationen entstehen ferner durch die Schwankungen des Wasserniveaus und der Wasserfarbe. Im Kalven liegt der Wasserspiegel bei Hochwasser ungefähr 8 dm über dem Sommerwasserstand, und hierdurch erfährt das Lichtklima eine radikale Verschiebung. Dagegen bewirkt eine Fluktuation von 4 dm im Fiolen (Thunmark 1931 *p.* 22) relativ unbedeutende Veränderungen. Bestimmungen eines „ökologischen mittleren Wasserstandes" erfordern eine eingehende Kenntnis der jahreszeitlichen Variation der Wachstumsaktivität und des Wasserstandes und konnten nicht vorgenommen werden.

Die zeitlichen Veränderungen der Wasserfarbe sind von Åberg & Rodhe (1942 *p.* 121) eingehend studiert worden, aber leider begannen die systematischen Beobachtungen erst im Sommer 1936. Es ist jedoch sicher, dass mehrere der Seen im Sommer 1934 ungewöhnlich klar und farblos waren. Ausser den auf S. 97 angegebenen Farbenziffern kann erwähnt werden, dass die Sichttiefe im Fiolen in jenem Sommer 6—7 m betrug, während der Normalwert in einer vorhergehenden Periode ca. 4,6 m war (vgl. Thunmark 1937 *p.* 96). Für den Lammen gibt Lillieroth (1938 *p.* 13) an, dass er in den Sommern 1933—1936 den niedrigsten Sichttiefenwert (145 cm) am 27.6.33, den höchsten (203 cm) am 25.7.34 feststellte. — Wahrscheinlich hängt die, wenigstens für den Stråken deutliche Tendenz

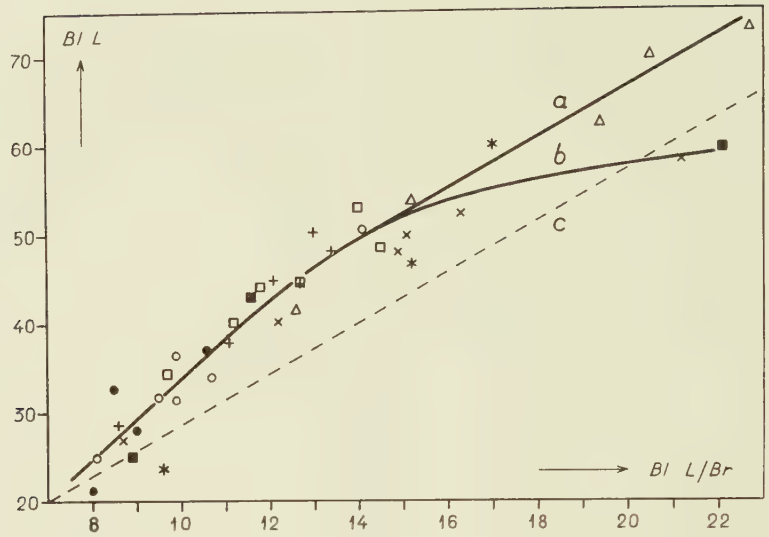


Abb. 23. Der Zusammenhang zwischen absoluter und relativer Blattlänge. Weiteres siehe im Text.

zur Bildung relativ kürzerer Blätter im Sommer 1934 als 1932 mit dieser Veränderung der Wasserbeschaffenheit zusammen (vgl. ferner S. 123).

Eine Vorstellung von den morphologischen Faktoren, welche die Veränderungen des Quotienten *Bl L/Br* bedingen, gibt Abb. 23, welche den Zusammenhang zwischen der aboluten und der relativen Blattlänge veranschaulicht. Bei proportional gleich starker Zunahme dieser beiden Grössen würde die Neigung der Linie, die den durchschnittlichen Zusammenhang angibt, mit der Neigung der gestrichelten Linie (*c*) übereinstimmen. In Wirklichkeit nimmt indes die absolute Blattlänge anfangs rascher zu als die relative, was natürlich mit einer gleichzeitigen Zunahme der durchschnittlichen Blattbreite zusammenhängt. Die Formänderung geht, mit andern Worten, mit einer harmonischen Vergrösserung einher. In einer späteren Phase, repräsentiert durch die ausgezogene Linie *a*, scheint jedoch die Proportionalität zwischen der Zunahme der absoluten und der relativen Blattlänge verwirklicht zu sein, d. h. die letztere kann ganz auf die erstere unter Absehen von der Variation der Blattbreite zurückgeführt werden. Die Linie *b*, die nach zwei Punkten gezogen ist, welche die Messungen Nr. 18 und 38 repräsentieren, ist weniger geneigt als *c*. In diesen Fällen ist die Zunahme der relativen Blattlänge in erheblichem Grade von der Verminderung der Blattbreite mitbedingt. Eine starke Herabsetzung der Blattbreite bei geringen Lichtstärken haben wir früher unter experimentellen Verhältnissen konstatiert (Exp. IV, S. 40; vgl. auch

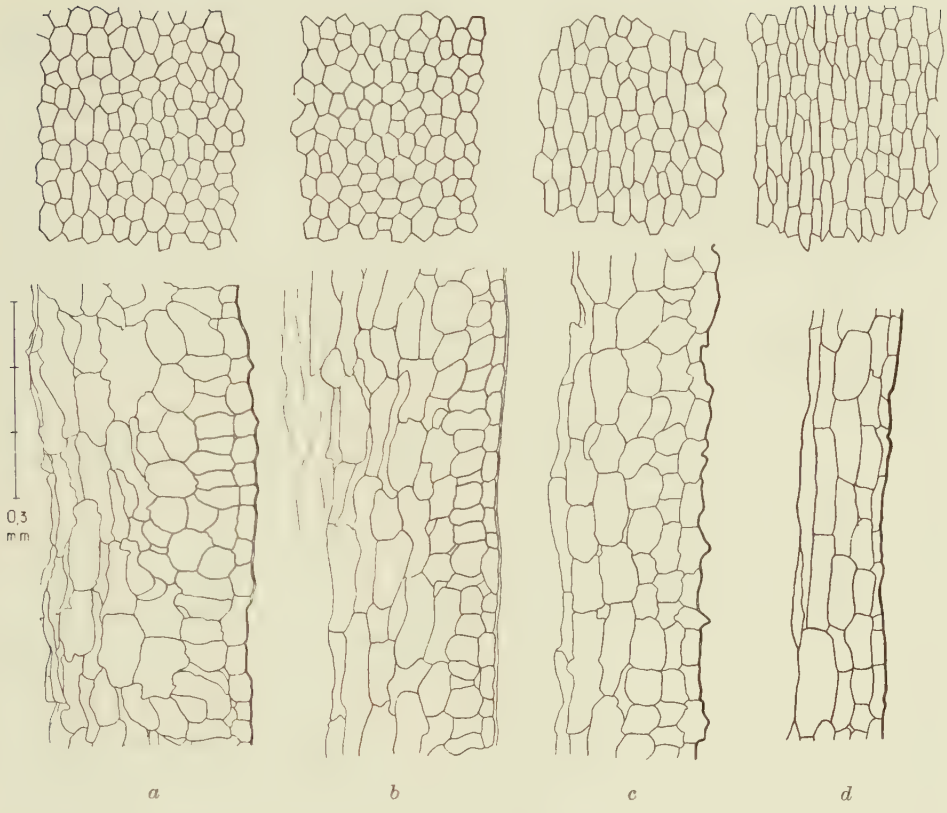


Abb. 24. Epidermis der Blattoberseite in Flächenansicht und sagittale Längsschnitte von *Lobelia*-Blättern aus verschiedenen Milieus. *a*) Fiolen, in 20—24 cm Tiefe, *b*) Do., 180 (Epid.) bzw. 200 cm, *c*) Lindhults Göl, 5—8 cm, *d*) Do., 43—48 cm. Vgl. Tab. 18: 2, 9—10, 29 und 32.

Abb. 19: *i*). Auch die Messungen Nr. 18 und 38 betreffen Rosetten, deren Milieu eine durchgreifende Verschlechterung erfahren hat, und man kann sich fragen, ob diese Phase der Formveränderung überhaupt in einer Umwelt auftritt, welche die weitere Existenz der Rosetten gestattet. In diesem Zusammenhang ist WIESNERS (1907 *p.* 258) Ansicht von Interesse, dass die Formbildung innerhalb der Grenzen der Lichtstärke normal ist, bei der eine bestimmte Art in der Natur auftritt, dass aber „beim Unterschreiten des Minimums des Lichtgenusses sich schon der etiolierte Charakter zu zeigen beginnt". Eine quantitative Betrachtung ergibt jedoch, dass eine in dieser Weise abgegrenzte „normale" Formbildung in Wirklichkeit ein breites Variationsgebiet ist.

Die Änderungen der Blattform sind von Änderungen der anatomischen Struktur der Blätter begleitet. (Wegen der Anatomie von *Lobelia Dort-*

Tab. 19. Die Dimensionen der Epidermiszellen von *Lobelia*-Blättern aus verschiedenen Milieus. Die Messungen sind am mittleren Teil der Blattoberseite vorgenommen. Die Blattdimensionen sind in mm, die Zelldimensionen in μ (0,001 mm) angegeben. *Nz* = Zahl der bei jeder Epidermisprobe gemessenen Zellen, *Nb* = Zahl der untersuchten Blätter. Für die Dimensionen der Zellen (*Z*) werden Bezeichnungen verwendet, die den für die Blätter benutzten analog sind (S. 109); bei den Berechnungen wurden die Mittelwerte zuerst für die einzelnen Blätter bestimmt. Die Quotienten sind Mittelwerte der individuellen Quotienten. Bezüglich der Einsammlungsstellen etc. siehe Tab. 18, wohin die Nummern der Messungen weisen. Die hier angeführten Blattdimensionen sind Mittelwerte der untersuchten Blätter.

Nr.	See	Tiefe	*Nb*	*Nz*	*BlL*	*BlBr*	*Bl L/Br*	*ZL*	*ZBr*	*Z L/Br*
2	Fiolen	20–24	2	40	31,5	3,40	9,3	41,2	30,2	1,38
9	»	180	3	20–40	38,3	3,83	10,0	47,7	31,2	1,55
29	Lindh. Göl	5–8	7	25–40	38,9	3,26	12,1	55,6	32,7	1,74
30	»	19–21	5	25	50,8	3,24	15,7	56,2	31,3	1,82
32	»	43–48	7	20–40	70,3	2,83	24,9	66,6	26,2	2,64

manna im allgemeinen wird auf ARMAND, 1912, verwiesen.) Eine Orientierung gibt Abb. 24, welche teils sagittale Längsschnitte durch den über dem einen Luftkanal liegenden Teil des Blattes, teils die Epidermis der Blattoberseite darstellt; in beiden Fällen repräsentieren die Bilder den mittleren Teil des Blattes. Im Fiolen ist die Blattform in verschiedenen Tiefen relativ konstant, und auch anatomisch sind keine wesentlichen Veränderungen zu beobachten (Abb. 24: *a*, *b*). Die unmittelbar unter der chloroplastenfreien Epidermis liegende Zellschicht zeigt hier eine Tendenz zu palisadenartiger Ausbildung. Bei Blättern aus 5—8 cm Tiefe im Lindhults Göl (Abb. 24: *c*) können wir eine deutliche Tendenz zu verstärkter Längsstreckung der Zellen bemerken, und in 43—48 cm Tiefe ist diese Erscheinung sehr augenfällig; die „Palisaden" sind hier ganz verschwunden. Die Ergebnisse einiger Messungen der Dimensionen der Epidermiszellen sind in Tab. 19 zusammengestellt. Sämtliche dort angeführte Ziffern beziehen sich auf den mittleren Teil der Blattoberseite. In einem Fall wurden die Zelldimensionen an verschiedenen Stellen des Blattes mit dem aus Tab. 21 ersichtlichen Resultat verglichen. Die Variation kann natürlich automorphotisch bedingt sein, aber die Annahme liegt nahe, dass die Beschattung der Blattbasen durch jüngere Blätter und eventuell durch Verschlammung dazu beigetragen hat, dass die Zellen hier eine mehr langge-

Tab. 20. Das Verhältnis zwischen Blatt- und Zelldimension. *ZOb* = die auswärtsgerichtete Oberfläche der Epidermiszellen in μ^2; durch Abbildung von Epidermispartien mit bekannter Zellenzahl (ca. 70) auf homogenem Papier und Wägung der ausgeschnittenen Bilder bestimmt; *Nb* = 5. Der Wert *Bl* $L \times Br$ bezieht sich auf die untersuchten Blätter. Siehe im übrigen Tab. 19.

Nr.	See	Tiefe	*Bl* $L \times Br$	*ZOb*	$\frac{Bl\ L \times Br}{ZOb}$	$\frac{BlL}{ZL}$	$\frac{BlBr}{ZBr}$	$\frac{Bl\ L}{Z\ L}/\frac{Br}{Br}$
2	Fiolen	20–24	—	—	—	765	113	6,7
9	»	180	—	—	—	803	123	6,5
29	Lindh. Göl	5–8	126	1190	106 000	699	100	7,0
30	»	19–21	165	1160	142 000	904	103	8,6
32	»	43–48	194	1090	178 000	1 054	108	9,4

Tab. 21. Die Zelldimensionen in verschiedenen Teilen der Epidermis der Blattoberseite. Material aus 180 cm Tiefe im Fiolen (Tab. 18 : 9). *Nb* = 2. *Nz* = 20—25.

	ZL	*ZBr*	*Z L/Br*
Der oberste Teil des Blattes	52,2	35,3	1,51
» mittlere » » »	50,6	31,8	1,61
» basale » » »	47,5	22,8	2,17

streckte Form haben. Eine augenfällige Zunahme der relativen Länge der Zellen mit sinkender Lichtstärke (zunehmende relative Blattlänge) finden wir auch in Tab. 19. Wenn man annimmt, dass die Zelldimensionen in der ganzen Blattoberfläche konform variieren, und also die an Proben aus der Blattmitte ausgeführten Messungen als repräsentativ betrachtet, so ergibt sich (Tab. 20), dass die relative Blattlänge etwas rascher zunimmt als die relative Zellenlänge. Dies kann wenigstens im Lindhults Göl auf eine Vermehrung der longitudinalen Zellenanzahl (*BlL/ZL*) zurückgeführt werden, während die transversale Zellenzahl (*BlBr/ZBr*) schwächer fluktuiert. Die Erhöhung der Zellenzahl bei steigender relativer Blattlänge geht auch aus der Veränderung des Quotienten *Bl* $L \times Br/ZOb$ hervor.

Einige orientierende Untersuchungen über Veränderungen der chemischen Zusammensetzung der Blätter wurden im Sommer 1936 vorgenommen. Jede Bestimmung umfasste 25—40 Blätter von 5—8 Rosetten. Die Bestimmungen des relativen Gehalts an Blattfarbstoffen erfolgten

Tab. 22. Gehalt an Trockensubstanz, Aschengehalt der Trockensubstanz und relativer Gehalt an Blattfarbstoffen in *Lobelia*-Blättern aus verschiedenen Milieus.

See	Datum	Tiefe cm	Trockengewicht %	Asche %	Rel. Farbstoffgehalt	
					pro g Frischgew.	pro g Trockengew.
Fiolen	9.8.36	30–35	9,3	11,5	0,71	7,6
Stråken	»	130	7,8	13,2	0,59	7,6
Lindh. Göl ...	11.8.36	19–23	8,1	12,1	0,54	6,7
» ...	»	52–55	6,7	16,8	0,71	10,6

durch Vergleich methylalkoholischer Blattextrakte in einem Duboscq-Kolorimeter. Die Resultate sind aus Tab. 22 ersichtlich. Die mit sinkender Lichtstärke (zunehmende relative Blattlänge) auftretende Verminderung des Trockensubstanzgehaltes und die Vermehrung des Aschengehaltes der Trockensubstanz steht in voller Übereinstimmung mit bei Landpflanzen bekannten Verhältnissen (vgl. SHIRLEY 1936).

Wir gehen nun zu den Eigenschaften der Rosetten über. In Tab. 18 sind in der Regel verschiedene Mittelwerte für sterile (*s*) bzw. blühende oder wenigstens mit Blütenstengel versehene Rosetten (*b*) angeführt. Eine Prüfung ergibt, dass die Höhe (*H*) bei diesen beiden Rosettentypen verhältnismässig unbedeutend und unregelmässig wechselt ($s > b$: 13, $s = b$: 5, $s < b$: 8 Fälle), während die Weite bei den *b*-Rosetten in der Regel merklich grösser ist ($s > b$: 4, $s = b$: 1, $s < b$: 21 Fälle). Diese grössere Weite beruht darauf, dass die älteren Blätter stärker nach aussen gerichtet sind, sowie wenigstens in einem Teil der Fälle auf ihrer durchschnittlich etwas grösseren absoluten Länge. Dies kommt auch in einer Verkleinerung des Quotienten H/W zum Ausdruck ($s > b$: 21, $s = b$: 1, $s < b$: 4 Fälle). Nach Erfahrungen bei Experiment IV (Tab. 9, S. 43) dürfte man auch eine Verschiebung dieses Quotienten mit dem Lichtfaktor zu erwarten haben, indem sich die Blätter bei sinkender Lichtstärke immer mehr nach oben richten. Die Korrelation zwischen der relativen Höhe der Rosetten und der relativen Länge der Blätter ist jedoch, wie aus Abb. 25 hervorgeht, unter natürlichen Verhältnissen nicht besonders fest, was wegen der vielen störenden Faktoren (soziologische Umstände, örtliche Verschiedenheiten der Lichtverteilung usw.) nicht zu verwundern ist. Ein konkretes Bild der Variationen des Rosettentypus geben Abb. 26 und 27.

Die Länge der Rosettenachse (*H*) zeigt Durchschnittswerte, die zwischen 9 und 29 mm liegen. Diese Variation ist natürlich zum Teil durch

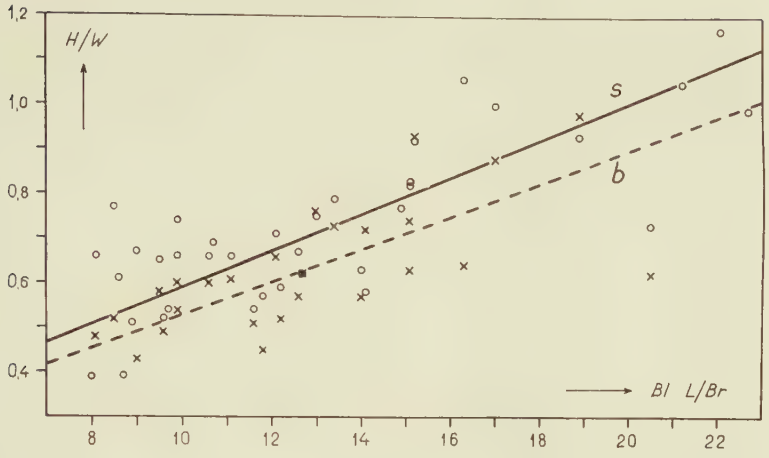
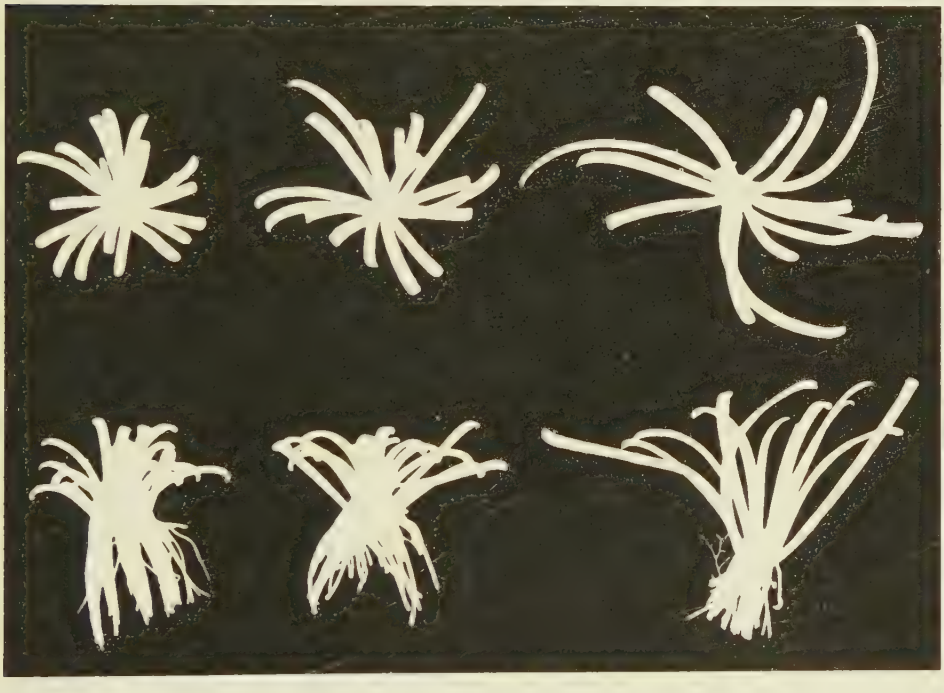


Abb. 25. Der Zusammenhang zwischen der relativen Höhe der Rosetten und der relativen Länge der Blätter bei *Lobelia*. *s*-Rosetten: o, *b*-Rosetten: x.



a *b* *c*

Abb. 26. Silhouettenbilder von *Lobelia*-Rosetten in horizontaler und vertikaler Projektion. *a*) Stråken, in ca. 35 cm Tiefe, *b*) Lindhults Göl, 12—14 cm, *c*) Do., ca. 32 cm. Vgl. S. 135. 7.8.1934. 1/2 nat. Gr.

Abb. 27. Silhouettenbild einer teilweise mit Förna bedeckten *Lobelia*-Rosette aus ca. 15 cm tiefem Wasser im Kalven (Tab. 18: 38). Das gespaltene Blatt ist, mit Ausnahme einzelner tordierter Zwergblätter, die einzige Missbildung, die bei den Messungen beobachtet wurde. 1/2 nat. Gr.

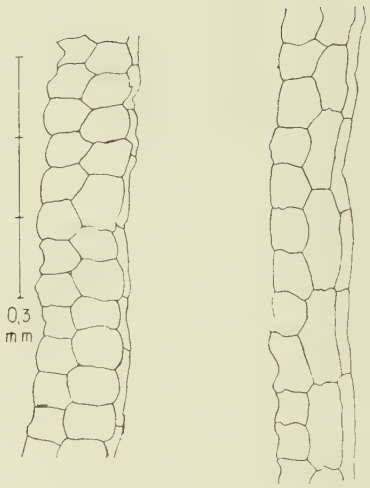


Abb. 28. Sagittale Längsschnitte durch die Oberseite von *Isoëtes echinosporum*-Blättern aus verschiedenem Milieu. *a*) Lindhults Göl, in 9—10 cm Tiefe, *b*) Do., 60—62 cm. Vgl. Tab. 23: 3 und 7.

die wechselnde Blattzahl (*BlZ*) bedingt und nimmt deshalb bei Berechnung des Quotienten *Al*/*BlZ*, der in fast sämtlichen Fällen in dem Gebiet 0,5 – 1,0 liegt, etwas ab. In der Regel ist er etwas höher für die *b*-Rosetten, deren Achsen auch merklich verdickt sind (vgl. *Ad*). Eine deutliche Tendenz zu Rosettenauflösung wurde nur in einem Fall beobachtet, nämlich bei den in Tab. 18 als Nr. 18 angeführten Rosetten, wo der Quotient *Al*/*BlZ* 2,18 beträgt und gleichzeitig *Ad* den niedrigen Wert 1,28 hat. Eine entsprechende Tendenz wurde bei experimentell verdunkelten oder ganz in Schlamm eingesenkten Rosetten nicht beobachtet, weshalb der geotropische Reiz, dem diese Rosetten offenbar ausgesetzt wurden, indem sie in umgekehrter Stellung in den Schlamm eingetreten wurden (vgl. die Hakenform der Achsen), mitgewirkt haben muss. Eine Stütze für diese Annahme bietet Wiesners (1891) Beobachtung, dass zwar Auflösung von *Taraxacum*-Rosetten durch Verdunklung erzielt werden konnte, dass aber Sprosse mit gestreckten Internodien am leichtesten von abgeschnittenen, invers in Erde eingepflanzten Wurzelstücken erhalten wurden. Von der unteren Wundfläche der letzteren entwickelten sich geotropisch aufwärtsgekrümmte Sprosse mit „bis 2,5 cm langen Stengelgliedern" und reduzierten Blättern.

Tab. 23. Messungen von *Isoëtes echinosporum*-Rosetten. Bezeichnungen wie für *Lobelia*. *BlBr* in der Blattmitte gemessen.

See	Nr.	Datum	Tiefe, cm	*N*	*BlZ*	*Nb*	*BlL*	*BlBr*	*Bl L/Br*
Fiolen.....	1	25.7.34	10–20	10	17	60	52,5	1,30	40,5
»	2	11.7.38	10–20	3	—	15	48,2	1,56	31,4
Lindhults Göl	3	10.7.34	9–10	3	16	18	53,0	1,34	39,8
»	4	»	15–18	4	26	24	75,3	1,47	51,5
»	5	20.7.34	18–20	3	22	18	81,5	1,42	57,5
»	6	»	40–42	10	33	60	138,0	1,67	82,9
»	7	10.7.34	60–62	14	22	85	168,2	1,69	100,3

Bemerkungen:

1: Am westlichen Strande, zwischen Steinen; wahrscheinlich etwas beschattet.

2: Am nordöstlichen Strande, frei wachsend.

3—7: Am Sandboden im Nordosten. Von etwa 2 dm Tiefe herab wachsen die Rosetten in einem *Batrachospermum*-Rasen von wechselnder Dichte.

7: Blätter schlank, sich in der Luft unter dem eigenen Gewicht biegend; maximale Länge 220 mm.

Bei den *d*-Rosetten werden regelmässig 1—2, bisweilen bis zu 4 Seitensprosse gebildet, die zu neuen Rosetten auswachsen. Nicht selten findet man kräftige Rosetten, die an einer älteren, blattlosen oder mit wenigen Blättern versehenen Achse befestigt sind, und manchmal zeigt sich bei näherer Untersuchung, dass eine äusserlich einheitliche Rosette eine sympodiale Achse hat.

Zwecks Vergleichs mit den bei *Lobelia* herrschenden Verhältnissen wurden einige Messungen von *Isoëtes echinosporum*-Rosetten vorgenommen (Tab. 23). Im Lindhults Göl nimmt die relative Länge der Blätter rasch und regelmässig mit der Wassertiefe zu, und ebenso wie bei *Lobelia* ist dies durch die Zunahme der absoluten Blattlänge bedingt. Auch die Blattbreite nimmt anfangs etwas zu, scheint aber später einen ziemlich konstanten Wert zu erreichen. Die anatomischen Veränderungen sind, wie aus Abb. 28 hervorgeht, gleichfalls mit den bei *Lobelia* auftretenden vergleichbar.

Bei *Isoëtes lacustre* sind die Verhältnisse durch das Vorkommen von Rosetten von *Rectifolium*- bzw. *Curvifolium*-Typus kompliziert, welche gemischt vorkommen können (Fliche 1879 *p.* 197, Thunmark 1931 *p.* 129) und möglicherweise genetisch getrennt sind (nicht näher beschriebene Züchtungsversuche von Caspary, vgl. Luerssen 1889 *p.* 856). Eine Messung solcher zusammen vorkommender Rosetten aus 195 cm Tiefe im Straken (11.7.1938, Pegel 29 cm; $N = 5$, $Nb = 25$) ergab, dass die *Curvifolium*-

Blätter etwas länger (96 bzw. 92 mm) und erheblich dicker (Durchmesser in der Mitte: 2,38 bzw. 1,94 mm) waren als die *Rectifolium*-Blätter. Eine quantitative Untersuchung der Formbildung wäre unter diesen Umständen zu umfangreich gewesen, um im Rahmen dieser Arbeit ausgeführt werden zu können. Es sei jedoch darauf hingewiesen, dass die Variation der Blattlänge mit der Wassertiefe bei dieser Pflanze schon früh beachtet worden ist (Braun 1862, zit. nach Luerssen *l. c.*). Fliche (1879 *p.* 200) schreibt, nachdem er eine Angabe über das raschere Erlöschen der langwelligen Lichtstrahlen im Wasser zitiert hat: „Il me semble, dès lors, probable que les modifications offertes par l'*Isoetes lacustris* à mesure que la profondeur de l'eau augmente tiennent surtout à l'insuffisance, en quantité et qualité, de la lumière qui lui arrive; elles sont, en effet, complétement semblables à celles qu'on observe chez les végétaux terrestres soumis à une lumière trop faible pour permettre une nutrition active." Dasselbe soll für die langblätterigen Tiefwasserformen von *Isoëtes echinosporum* gelten. Mer (1880) gibt zu, dass die Verhältnisse „semblent prouver, indirectement il est vrai, que l'étiolement, par suite de la diminution de lumière, se produit non seulement à l'air mais aussi sous l'eau", betont aber ausserdem die Bedeutung der Dichte des Bestandes sowie der Bodenbeschaffenheit und hält direkte Experimente für notwendig.

Thunmark (1931 *p.* 126, 143) gibt an, dass Adventivsprossenbildung von der Basis steriler Blätter bei *Isoëtes lacustre* im Fiolen vorkommt, aber nur in der strandnahen, erosiven Bodenzone. Diese Art des Vorkommens würde eine bemerkenswerte Abweichung von den Verhältnissen im See Longemer darstellen, wo diese Erscheinung nur in tiefem Wasser und in dichten Beständen zu beobachten ist (vgl. Mer 1881, Glück 1924 *p.* 35). Indes habe ich kleine Sprosse in den Blattachseln von Rosetten festgestellt, die am 25.7.1934 in 180 cm Tiefe im Fiolen gesammelt wurden. Beim Schneiden zeigte sich, dass die Sprosse in organischem Zusammenhang mit den Blattbasen standen; die letzteren waren infolge von Lichtmangel blass (dichter Teppich, vgl. Tab. 18 Bem. 9). Mer (1881) hielt verminderte Nahrungszufuhr für die Ursache dieser Vermehrungsart, und Goebel (1895 *p.* 116) bringt sie mit herabgesetzter Lichtstärke in Verbindung. Später hat man wegen ihrer vermeintlichen Beschränkung auf den See Longemer angenommen, dass es sich um eine genetisch bedingte Eigentümlichkeit handelt (Solms-Laubach 1902, Goebel 1930 *p.* 1220). Fortgesetzte Beobachtungen über die Verbreitung und die Bedingungen des Phänomens erscheinen angebracht.

X. Die zeitliche Variation der Milieufaktoren und ihre Widerspiegelung in der Morphologie der Blattserien unter natürlichen Verhältnissen.

Wir haben bereits oben (S. 114) darauf hingewiesen, dass das Wasser des Fiolen und des Stråken im Sommer 1934 wahrscheinlich einer Entfärbung und Aufhellung unterlag, und dass die erhöhte Lichtzufuhr eine Herabsetzung der relativen Blattlänge bewirkt hat. Ein solcher Prozess müsste sich in einer merklichen Formverschiedenheit zwischen den älteren und jüngeren Blättern (*D*) widerspiegeln, wenigstens in so grossen Tiefen, dass die relative Transmissionszunahme beträchtlich wird; und aus Tab. 18: 9, 10 und 19 sehen wir, dass dies auch der Fall zu sein scheint. Um ein sicheres Urteil hierüber zu gewinnen, muss man jedoch die Morphologie der ganzen Blattserie kennen, und glücklicherweise waren schon in den Sommern 1932 und 1934 ein paar solche Spezialmessungen bei Rosetten aus etwa 1 m tiefem Wasser im Stråken vorgenommen worden (vgl. Tab. 18: 15, 19). Dabei wurden die Blätter in basipetaler Richtung numeriert (Nr. 1 = das jüngste gemessene Blatt) und Mittelwerte für *Bl L/Br* für jede Blattklasse berechnet. Wegen der geringen Anzahl (5) gemessener Blattserien wurden die auf Nr. 4 folgenden Blattklassen je zwei und zwei vereinigt. Die so erhaltenen Kurven sind in Abb. 29 dargestellt. Von Blatt 1 bis 4 nimmt in beiden Fällen die relative Blattlänge rasch zu. Eine solche Zunahme findet sich stets und ist durch die normale Wachstums-

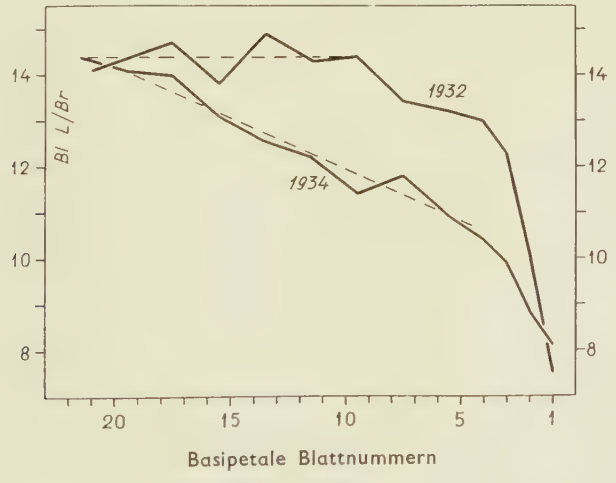


Abb. 29. Die Veränderung der relativen Blattlänge bei *Lobelia*-Rosetten aus etwa 1 m tiefem Wasser im Stråken. Vgl. Tab. 18: 15 und 19.

Tab. 24. Messungen von *Lobelia*-Rosetten aus natürlichen Populationen, 1936—1938. Bezeichnungen, siehe S. 108. *BlZ* umfasst Blätter mit einer Länge bis zu 5 mm hinab. Nur *s*-Rosetten. Bezüglich der Blattdimensionen siehe Abb. 30—35.

See	Nr.	Datum	Tiefe	Pegel	*N*	*H*	*W*	*BlZ*	*Al*	*Ad*
Skären	1	2.7.36	55–65	—	10	23	35	12,4+3.0	9,5	1,46
Fiolen	2	27.6.36	30–40	94	10	24	48	15,8+1,7	9,5	1,69
	3	9.8.36	30–35	93	10	24	44	18,8+2,9	11,2	1,84
	4	9.6.37	25–35	89	10	19	46	18,6+3,4	8,8	1,83
	5 a	22.8.37	10–20	74	10	18	41	21,7+3,3	10,3	1,67
	5 b	»	»	»	10	17	40	19,8+3,3	10,7	1,50
	5 c	»	»	»	10	17	39	19,6+3,6	10,1	1,50
	6	18.6.38	18–28	82	10	19	43	20,0+2,7	9,4	1,74
	7	28.8.38	3–13	67	10	19	39	25,2+2,1	11,6	1,65
Stråken	8	24.6.36	125	45	10	34	76	22,7+4,5	15,9	2,42
	9	3.8.36	130	41	12	43	71	23,5+5,3	18,4	2,33
	10	10.6.37	142	53	10	37	76	26,3+4,5	18,1	2,66
	11	29.7.37	120	31	10	44	83	28,2+5,6	19,9	2,82
	12	13.6.38	126	37	10	32	68	21,1+2,6	13,9	2,50
	13	27.8.38	93	4	10	37	72	26,3+2,5	17,1	2,56
Lindh. Göl	14	31.7.36	20–24	—	10	33	59	14,2+3,8	13,1	1,62
	15	»	53–56	—	7	63	80	17,0+5,4	19,0	1,70
Kalven	16	24.7.36	eulit.	—	7	21	55	16,7+4,0	11,6	1,86

Bemerkungen:

Skären: Bei den kleinen Inseln vor Asaryd. Sandboden. *Lobelia*-Rosetten in einem Teppich von niedriger *Litorella* (*H* = 15—20 mm).

Fiolen: Vereinzelte Rosetten an seichtem Sandstrand in Kajsevik.

Stråken: Vor dem Limnologischen Laboratorium. Dygyttja. Zusammen mit *Litorella* und *Isoëtes lacustre*.

Lindhults Göl: Sandstrand an der felsigen Landspitze im Nordosten.

Kalven: Oberhalb der aktuellen Wasserfläche befindliche Rosetten am Kiesstrande im Nordosten, zusammen mit blühendem *Ranunculus reptans* und *Subularia aquatica*.

streckung bedingt. Bei den Rosetten vom Jahre 1932 steigt danach die Kurve langsamer um etwas mehr als eine Einheit und zeigt von den Blättern Nr. 9—10 an eine Tendenz zu horizontalem Verlauf. Im Jahre 1934 besteht dagegen eine Tendenz zu Zunahme der relativen Blattlänge durch die ganze gemessene Blattserie, und dies kann sicherlich mit einer sukzessi-

Tab. 25. Beispiele von Blattserien von Rosetten, die in seichtem Wasser in Fiolen oder in etwas mehr als 1 m tiefem Wasser im Stråken gewachsen sind. *L/Br* in mm. Die Diskontinuitätsstelle ist mit einem Strichpunkt bezeichnet. Vgl. Tab. 24 : 4, 5 und 10.

	Fiolen 9.6.1937.
1:	31/3,1 28/3,0 28/3,0 22/2,7 24/2,7 25/2,7 22/2,3 20/2,2; 16/2,5 16/2,8 17/2,8 18/2,7 15/2,4 15/2,3 10/1,7 7/1,4.
2:	15/2,5 20/2,6 21/2,6 21/2,6 — 25/2,9 26/3,0 23/2,8 22/2,8 18/2,5 17/2,3 18/2,2 16/2,0; 12/2,2 15/2,4 15/2,4 15/2,4 13/2,1 10/1,6 8/1,2.
3:	21/2,4 20/2,8 23/3,0 22/3,0 25/3,0 26/3,1 26/3,0 25/2,7 23/2,7 23/2,6 20/2,4; 12/2,2 16/2,3 16/2,4 13/1,6 11/1,4 6/—.
4:	22/2,7 25/3,0 27/2,9 30/3,0 28/3,0 27/3,0 24/2,8 23/2,6 21/2,3 15/1,9; 13/2,3 16/2,5 17/2,5 15/2,1 13/1,8 10/1,3 5/—.
	Fiolen 22.8.1937.
5:	24/3,4 26/3,5 25/3,1 26/3,4 25/3,1 20/2,7 17/2,5; 14/2,7 15/2,9 16/2,9 18/2,9 18/2,9 19/2,9 23/3,4 23/3,5 23/3,4 21/3,2 20/3,0 14/2,3.
6:	24/2,5 23/2,4 — 20/2,7 17/2,3 17/2,1; 15/2,5 15/2,5 19/2,7 17/2,5 20/2,7 20/2,6 19/2,4 21/2,6 18/2,6 18/2,5 19/2,4 17/2,1 15/1,9 6/1,2.
7:	28/3,2 27/3,0 27/3,0 27/3,0 20/2,4 17/2,3; 15/2,5 16/2,5 18/3,0 20/3,0 21/3,1 21/2,9 23/3,0 24/3,0 23/2,9 21/3,0 19/2,8 20/2,9 19/2,6 14/2,1 12/2,1 6/1,2.
	Stråken 10.6.1937
8:	45/3,9 39/3,3 30/3,6 40/4,3 36/4,0 40/3,9 43/4,0 42/3,8 50/4,1 46/4,1 49/4,1 45/3,9 45/4,0 49/4,1 47/4,0 47/3,9 42/3,6; 33/3,6 38/3,8 33/3,2 21/2,4 21/2,4 10/1,5 5/—.
9:	40/3,6 38/3,4 38/3,1 33/2,9 29/2,9 32/3,0 34/2,9 36/3,2 42/3,4 37/3,1 44/3,4 43/3,2 50/3,5 46/3,7 43/3,3 42/3,4 41/3,2 41/3,3 42/3,3 41/3,0 38/2,8 34/2,5; 32/2,8 28/2,6 28/2,6 27/2,4 19/2,0 16/1,5 6/1,0.
10:	46/3,9 43/3,3 — 39/3,4 41/3,4 49/3,7 41/3,3 46/3,6 45/3,5 51/3,9 53/4,0 51/3,8 53/4,0 52/4,0 — 48/3,8 50/3,9 40/3,4 37/3,1; 30/3,4 34/3,4 35/3,6 29/3,0 31/3,1 28/2,7 20/2,2 12/1,5.

ven Steigerung der Lichtstärke in Zusammenhang gebracht werden. Am wichtigsten dürfte hierbei die Abnahme der Wasserfarbe gewesen sein, aber auch die Senkung des Wasserspiegels kann etwas dazu beigetragen haben. Die Tiefe der Rosetten unter dem aktuellen Wasserstand war i. J.

1934 um 18 cm geringer als i. J. 1932, aber bezogen auf einen fixen Pegelstand war sie i. J. 1934 um 13 cm grösser.

In den Sommern 1936—1938 fanden umfassendere Messungen ganzer Blattserien natürlicher Populationen statt, wobei nur sterile Rosetten berücksichtigt wurden. Dabei wurde Länge und Breite sämtlicher Blätter mit einer Länge bis zu 5 mm hinab gemessen. *H*, *W*, *BlZ*, *Al* und *Ad* wurden in derselben Weise gemessen wie früher (S. 108); die Resultate sind in Tab. 24 zusammengestellt.

Bei Berechnung durchschnittlicher Werte für die Blattserie einer Rosettenpopulation muss man, wenn möglich, die individuellen Blattserien synchronisieren, so dass jede Klasse Blätter enthält, welche gleichzeitig ausgebildet sind. In erster Linie hat man dabei von den basipetalen Ordnungsnummern der Blätter auszugehen, wobei oft eine Verschiebung um etwa eine Einheit zwischen den jüngsten gemessenen Blättern notwendig ist, um entsprechende Entwicklungsstadien zum Zusammenfallen zu bringen. In dem Grade, wie die Blattbildungsgeschwindigkeit variiert, werden jedoch die basalen Blattklassen Blätter von etwas verschiedenem Alter umfassen, und das Resultat kann sein, dass eine in sämtlichen individuellen Blattserien mehr oder minder deutliche Tendenz verschleiert wird.

Bei den Messungen konnte indes konstatiert werden, dass die Blattserien in der Regel eine leicht feststellbare Stelle aufwiesen, wo die Blattform, und bei den Vorsommerrosetten auch die Blattfarbe, eine plötzliche Änderung zeigte. Einige Beispiele solcher Blattserien sind in Tab. 25 wiedergegeben. In den Protokollen über die relative Blattlänge kommt die Veränderung als ein plötzlicher Fall um etwa 2 Einheiten zum Ausdruck. Bei der Berechnung der Durchschnittskurven wurden diese Sprünge dadurch zum Zusammenfallen gebracht, dass gewisse Blätter der am raschesten wachsenden Rosetten vereinigt bzw. neue Werte in den kürzesten Blattserien interpoliert wurden. Hinsichtlich der im Juni ausgeführten Messungen war eine solche Vereinigung in je 2—3 Blattserien bzw. eine Interpolation in 2—3 andern Blattserien ausreichend. Bei den im August gemessenen Blattserien traten etwas grössere Differenzen in der Anzahl der akropetal von der Diskontinuitätsstelle befindlichen Blätter auf, und es mussten bis zu 2 oder 3 Vereinigungen oder Interpolationen für die am raschesten bzw. am langsamsten wachsenden Rosetten vorgenommen werden. Diese wurden immer mit ungefähr gleichen Zwischenräumen über die Teile der Blattserien verteilt, welche die schwächste Tendenz zu regelmässiger Veränderung der Blattform zeigten. Bei den basipetal von der Diskontinuitätsstelle gelegenen Blattklassen fand keine Korrektion statt. Die Berechnung von Mittelwerten wurde fortgesetzt, auch nachdem die kürzesten Blattserien aufgehört hatten; wo die Werte Blatt-

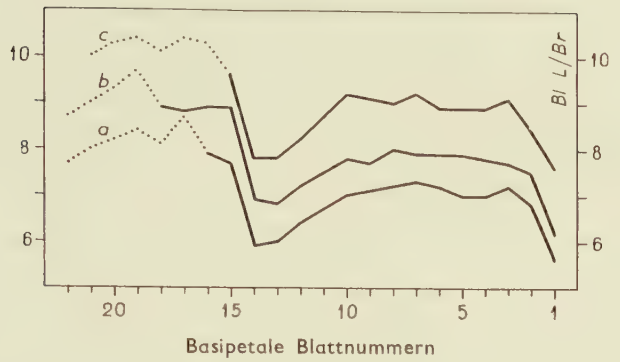


Abb. 30. Messungen der Blattserien bei 3 Proben aus derselben natürlichen Population; vgl. Tab. 24: 5. Kurve *b* ist um 1 Einheit und Kurve *c* um 2 Einheiten in vertikaler Richtung von *a* verschoben.

klassen betreffen, welche weniger als 8/10 der gesamten Rosettenanzahl repräsentieren, wurden die Kurven punktiert.

Um eine Vorstellung von der Reproduzierbarkeit der in der angegebenen Weise erhaltenen Kurven für die Veränderung der relativen Blattlänge zu gewinnen, wurden einmal drei Gruppen von je 10 Rosetten aus der Bucht Kajsevik des Fiolen gemessen (Tab. 24: 5). Das Resultat ist in Abb. 30 dargestellt, wo die Kurven um eine Einheit in vertikaler Richtung gegeneinander verschoben sind. Die Parallelität ist, wie man sieht, eine gute, und die Abweichungen von dem gemeinsamen Mittelwert betragen mit Ausnahme der jüngsten und der ältesten Blattklassen maximal 0,2 Einheiten.

Für eine Population im Fiolen und eine im Stråken wurden im Juni und August jedes der drei Sommer 1936—1938 Messungen ausgeführt. Die Kurven über die Veränderung der relativen Blattlänge sind in Abb. 31 zusammengestellt. Die Synchronisierung der Juni- und Augustmessungen war leicht mit Hilfe der Diskontinuitätsstellen durchführbar, während die Anknüpfung der Kurven der verschiedenen Jahre aneinander nur approximativ ist.

Mit Hilfe dieses Materials können wir uns den Jahreszyklus des Wachstumsverlaufs folgendermassen vorstellen. Nach dem Eisbruch im April steigt die Wassertemperatur langsam und erreicht im Mai einen Wert, der den Beginn des Wachstums gestattet. Anfang Juni hat sich eine Anzahl kurze Frühjahrsblätter entwickelt, aber im Straken haben noch nicht einmal die ältesten von diesen definitive Form angenommen. Wie die später im Sommer gemachten Messungen ergaben, bleibt die relative Länge der ersten Frühjahrsblätter gering, und von der Diskontinuitätsstelle an

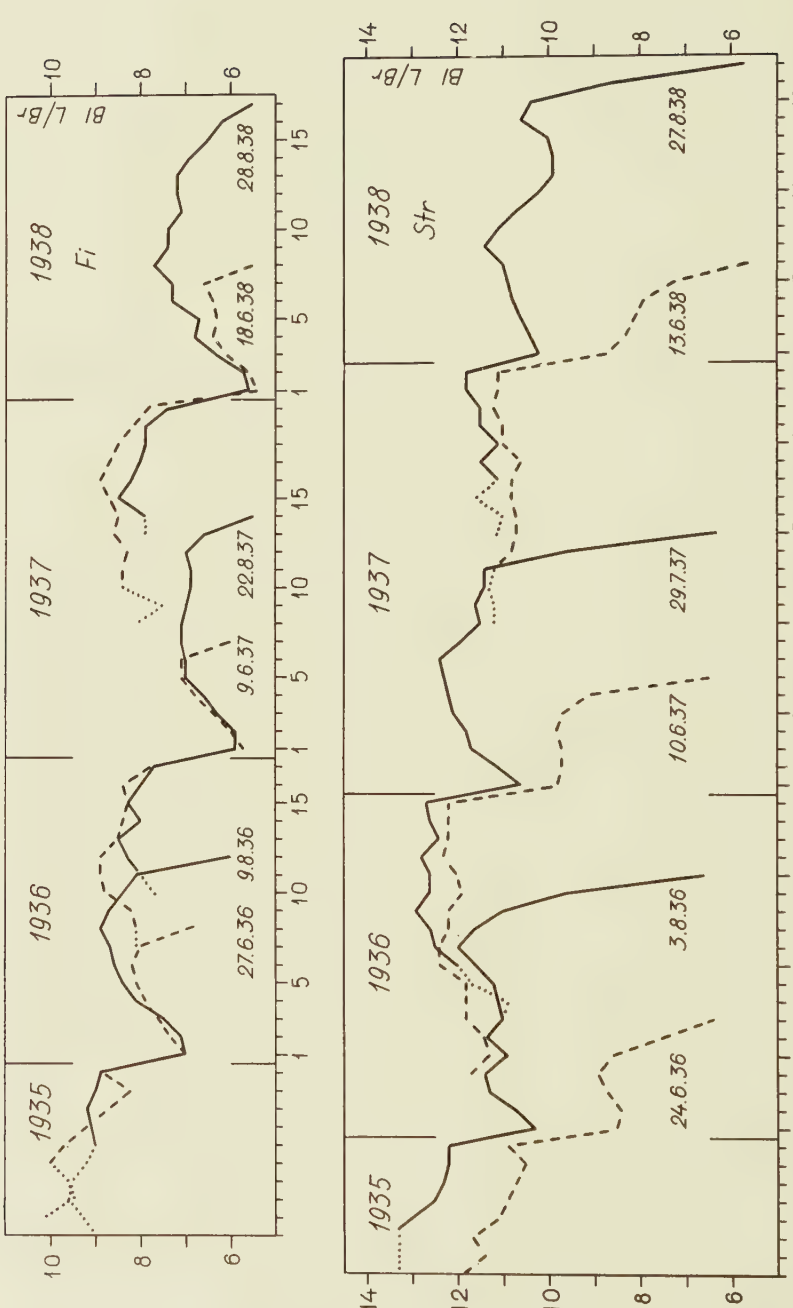


Abb. 31. Die Veränderung der relativen Blattlänge bei einer in seichtem Wasser im Fiolen (Tab. 24: 2—7) (zu oberst) sowie bei einer in etwa 1 m tiefem Wasser im Stråken (Tab. 24: 8—13) wachsenden Rosettenpopulation. Die erste Kurve vom Stråken repräsentiert Rosetten von einem etwas seichteren Uferabschnitt als die folgenden. Akropetale Blattnummern von den Diskontinuitätsstellen an.

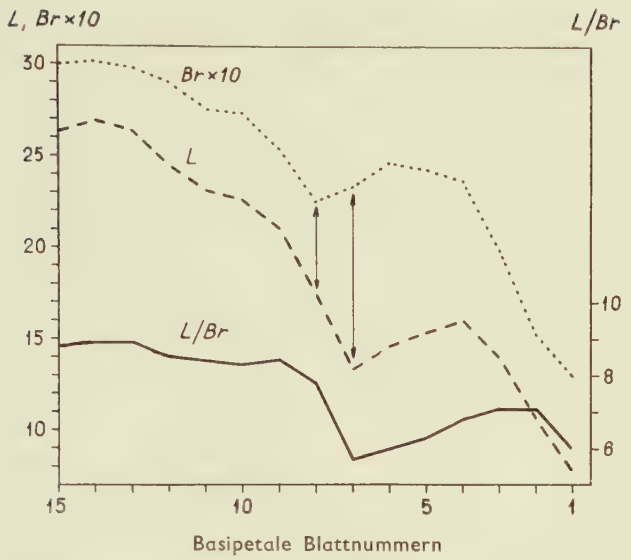


Abb. 32. Die Veränderung der durchschnittlichen Blattdimensionen bei *Lobelia*-Rosetten aus 25—35 cm Tiefe im Fiolen am 9.6.1937. Vgl. Tab. 24: 4.

zeigt die Kurve anfangs steigende Tendenz, was vermutlich mit der Erhöhung der Wassertemperatur zusammenhängt. Der Kurvenverlauf für den im Hoch- und Nachsommer ausgebildeten Teil der Blattserie dürfte in der Hauptsache durch die Schwankungen von Wasserfarbe und Wasserstand bestimmt sein. Im Straken zeigen diese beiden Faktoren sinkende Tendenz, weshalb die Lichtversorgung der Rosetten im Verlauf des Sommers zunehmen muss. Möglicherweise kann die sinkende Tendenz der relativen Blattlänge, die in den Sommern 1937 und 1938 nach dem 7.—8. Blatt hervortritt, hiermit in Verbindung gebracht werden. Gegen Ende des Sommers und im Herbst dürfte die Wasserfarbe oft zunehmen, und ferner beginnt die absolute, auf die Wasseroberfläche einstrahlende Lichtmenge erheblich abzunehmen (vgl. Åberg 1941 *p.* 29). Die Verhältnisse werden jedoch durch Veränderungen des Wasserstandes und durch das Sinken der Wassertemperatur kompliziert, und der Herbstteil der Blattkurve kann sich deshalb in verschiedenen Jahren verschieden gestalten: fallende Tendenz 1935, horizontaler Verlauf 1936, möglicherweise schwach steigende Tendenz 1937. Der Zeitpunkt des Aufhörens des Wachstums kann sicher als temperaturbedingt und als von Jahr zu Jahr wechselnd angesehen werden. Die durchschnittliche Lufttemperatur war nach Beobachtungen in Växjö (30 km von Aneboda) im September 1937 1.9 und im Oktober 1937 4° höher als in den gleichen Monaten 1936; die Vegetationsperiode

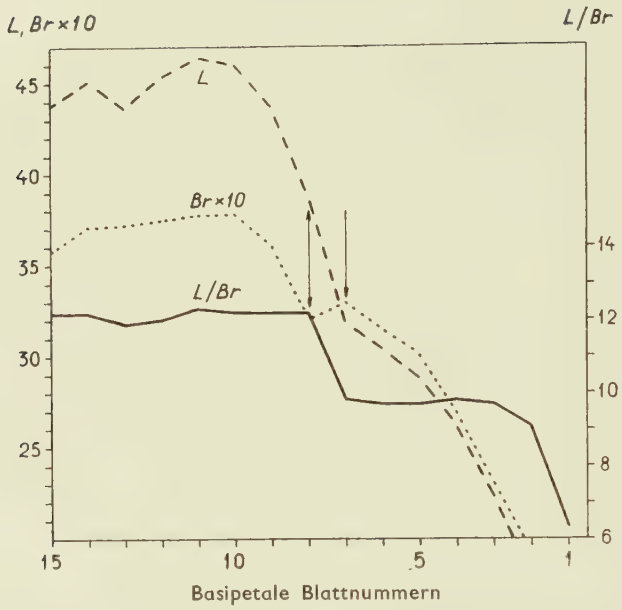


Abb. 33. Die Veränderung der durchschnittlichen Blattdimensionen bei *Lobelia*-Rosetten aus 142 cm Tiefe im Stråken am 10.6.1937. Vgl. Tab. 24: 10.

dauerte deshalb im Herbst 1937 wahrscheinlich länger, und es konnten sich mehr Blätter nach dem Monatswechsel Juli-August entwickeln.

Eine Auflösung des Sprunges der relativen Blattlänge beim Übergang zwischen zwei Vegetationsperioden in die Teilglieder Blattlänge und Blattbreite kann schon mit Hilfe der in Tab. 25 wiedergegebenen Beispiele individueller Blattserien vorgenommen werden. Um den generellen Charakter der hier zutage tretenden Verhältnisse darzulegen, wurden auch Durchschnittskurven für sämtliche gemessene Rosetten berechnet (Abb. 32—33; die Augustmessungen geben im wesentlichen dasselbe Bild der Übergangsstelle, wenn man von einer gewissen Zunahme sowohl von *L* als von *Br* bei den ersten Frühjahrsblättern im Stråken absieht). Wir sehen, wie Blattlänge und Blattbreite bei den letzten Herbstblättern eine in der Hauptsache harmonische Verkleinerung erfahren, was wahrscheinlich mit dem gleichzeitigen Sinken des Licht- und Temperaturfaktors zusammenhängt. Das erste Frühjahrsblatt hat in der Regel grössere Breite als das letzte Herbstblatt, während die Länge weiterhin abnimmt, und das Resultat ist eine starke Verminderung der relativen Blattlänge. Wenn wir annehmen, dass das Aufhören und der Wiederbeginn des Wachstums bei ungefähr derselben Temperatur eintreten, erscheint der Sprung als eine Folge der erheblich grösseren Stärke des Frühjahrslichtes als des Herbst-

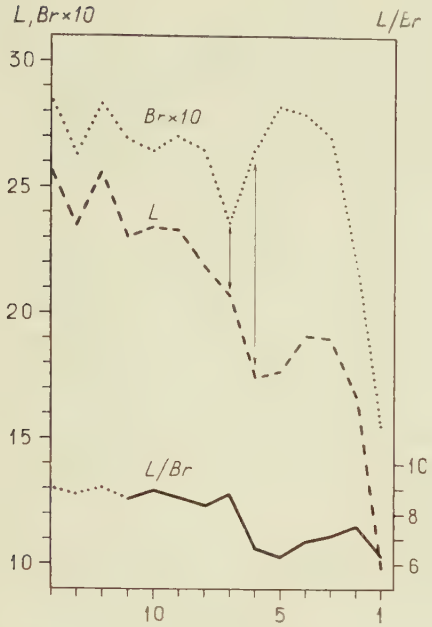


Abb. 34. Die Veränderung der Blattdimensionen bei *Lobelia*-Rosetten aus 55—65 cm Tiefe im Skären. Vgl. Tab. 24: 1.

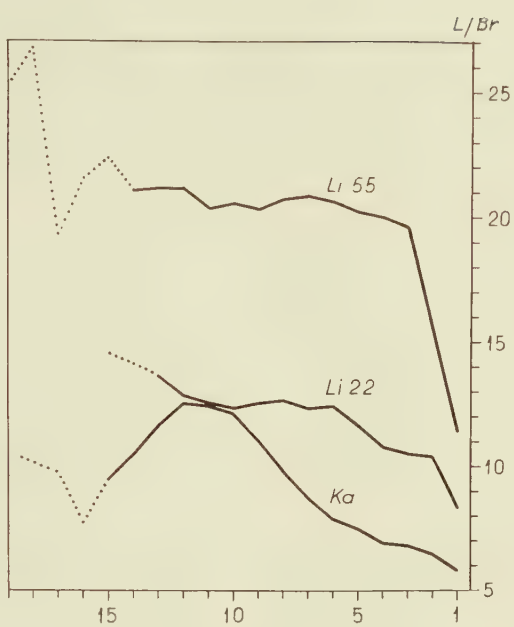


Abb. 35. Die Veränderung der relativen Blattlänge bei *Lobelia*-Rosetten aus ca. 22 bzw. 55 cm Tiefe im Lindhults Göl (*Li*) sowie bei emersen Rosetten, die am Kalven (*Ka*) gesammelt wurden. Vgl. Tab. 24: 14—16.

lichtes, d. h. als in letzter Linie bedingt durch das Zurückbleiben des temperaturbedingten Jahresrhythmus der Vegetation hinter der jährlichen Veränderung des Lichtfaktors.

Eine Messung vom Skären (Abb. 34) zeigt Verhältnisse, die vollständig mit den im Fiolen gefundenen übereinstimmen. Die beiden Messungen vom Lindhults Göl (Abb. 35) exemplifizieren die Verhältnisse in einem stark braungefärbten See mit relativ unbedeutenden Wasserstandsveränderungen (vgl. S. 153), während die Messung vom Kalven die Wirkung starker solcher Verschiebungen zeigt (Amplitude ca. 8 dm). Die Entwicklung der Frühjahrsblätter hat wahrscheinlich bei relativ hohem Wasserstand stattgefunden; gleichzeitig mit der Erwärmung des Wassers sinkt sein Niveau, und eine maximale relative Länge der Blätter wird deshalb verhältnismässig bald erreicht. Danach überwiegt der Effekt des zunehmenden Lichtfaktors, und die relative Blattlänge nimmt stark ab. Zur Zeit der Messung befanden sich die Rosetten über der Wasseroberfläche, und der Übergang

Tab. 26. Messungen von *Lobelia*-Rosetten, die submers und emers bei verschiedenen Lichtstärken gezüchtet wurden. Bezeichnungen, siehe S. 108. Basipetale Blattnummern. $N = 10$, mit Ausnahme für »Dunkel, Wasser», wo nur 6 Rosetten bei der Unterbrechung des Versuchs am Leben waren.

		H	*W*	*Bl/Z*	*Al*	*Ad*	3. Bl.		2. Bl.	
							L	*Br*	*L*	*Br*
Sonne	Wasser	12	32	9,3+ 5,1	6,3	1,37	13,4	1,95	12,5	1,69
	Luft	9	29	8,0+ 5,2	5,0	1,24	13,1	2,03	9,5	1,69
Schatten	Wasser	18	43	7,2+ 2,9	4,8	1,23	31,1	2,43	30,4	2,23
	Luft	19	26	6,7+ 3,2	4,4	1,22	20,2	2,36	17,4	2,03
Dunkel	Wasser	40	12	9,0+10,8	8,8	1,45	36,5	1,33	23,0	0,89
	Luft	33	15	7,5+ 4,7	5,3	1,27	29,2	1,62	16,3	1,26

vom Wasser- zum Landleben kann deshalb zur Gestaltung der Kurve beigetragen haben.

Um eine Vorstellung von der Bedeutung einer solchen Milieuveränderung zu gewinnen, wurde im Sommer 1937 ein Experiment mit Rosetten aus dem Fiolen gemacht, die am 22.6. in Sand in flachen Aquarien (6 Stück mit je 10 Rosetten) von demselben Typus wie bei Exp. IV (S. 40) eingepflanzt wurden. In drei der Aquarien wurde der Wasserspiegel sukzessiv erniedrigt, bis sich die Blattrosetten in Luft befanden (am 10.7.), worauf nur Wasser nachgefüllt wurde, um den Sand nass zu halten. Ein solches Aquarium sowie eine Kontrolle mit submersen Rosetten wurde am 10.7. an eine schattige Stelle gesetzt (relative Lichtstärke bei trübem Wetter 20 %, bei Sonne 3 %), während die übrigen Aquarien in exponierter Lage stehen blieben. Am 23.7. wurden zwei dieser Aquarien in einen dunklen Keller mit einer Temperatur von ca. 14° C gebracht. Die während der ganzen Versuchsdauer frei exponierten Rosetten wurden am 17.8. gemessen, die in Dunkelheit befindlichen am 22.8. und die beschatteten am 23.8. Die Resultate sind aus Tab. 26 und Abb. 36 ersichtlich.

In Dunkelheit hatten die Blätter die charakteristische, aufrechte Stellung angenommen, wodurch die absolute und relative Höhe der Rosetten stark zugenommen hatte; ihre älteren Blätter waren hellgrün, die 2—3 jüngsten weiss mit grünlichen Spitzen. Die morphologische Reaktion der Blätter besteht in einer starken Zunahme sowohl der absoluten als der relativen Länge, während die Breite abnimmt. Diese Reaktion war bei den submersen Rosetten bedeutend stärker als bei den emersen. Nach Dunkelkultur unter Wasser zeigten die älteren Blätter zusammengedrückte Luftkanäle,

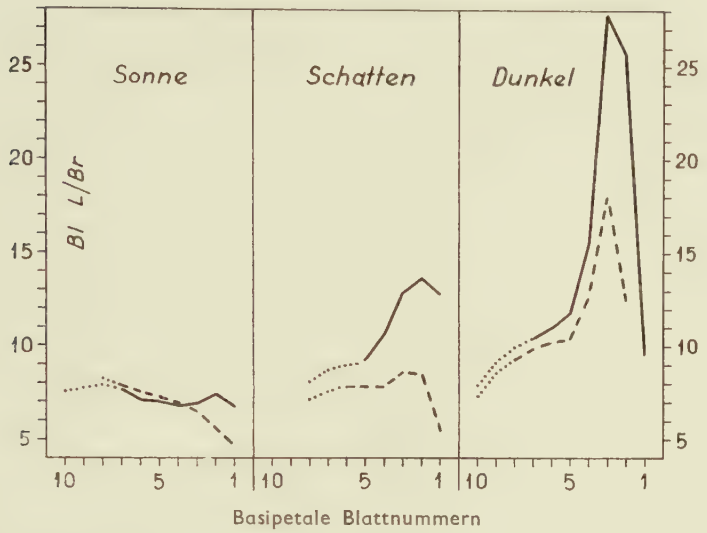


Abb. 36. Die Veränderung der relativen Blattlänge bei *Lobelia*-Rosetten, die submers (ausgezogene Linien) bzw. emers (gestrichelte Linien) bei verschiedener Lichtstärke gezüchtet wurden. Vgl. Tab. 26.

während ihr Querschnitt bei den Luftrosetten normale Form hatte. — Im Schatten besteht die morphologische Reaktion in einer Zunahme sowohl der Blattlänge als der Blattbreite, wobei die erstere jedoch stärker zunimmt. Auch hier waren die Veränderungen unter Wasser bedeutend stärker als in Luft. — In vollem Tageslicht war kein sicherer Unterschied in der Morphologie der ausgewachsenen Luft- und Wasserblätter zu bemerken. Die jüngsten Luftblätter zeigten hier, wie im Schatten, deutlich stärkeres Grün als die Wasserblätter. Die grössere relative Länge der beiden jüngsten Klassen von Wasserblättern hängt mit ihrem fortgeschritteneren Entwicklungsstadium zusammen, und man kann ihr keine grössere Bedeutung zumessen.

Der angestellte Versuch zeigt, dass die Bedeutung des Mediums für die Blattform mit steigender Lichtstärke abnimmt. Auf einem voll exponierten Seeufer dürfte die Emersion der Rosetten als solche die Blattform also verhältnismässig wenig beeinflussen. — Ob die Emersion eine wesentliche Rolle bei der Ausbildung der „echten Landformen" gespielt hat, die von Glück (1924 *p.* 11) beschrieben worden sind, lässt sich nicht entscheiden, da keine submergierten Parallelkulturen angeordnet wurden. Dass eine erhöhte Lichtstärke stark bei dem Resultat mitgewirkt hat, steht jedoch ausser Zweifel.

Zum Schluss seien einige Messungen von Rosetten aus dem Siggefora-

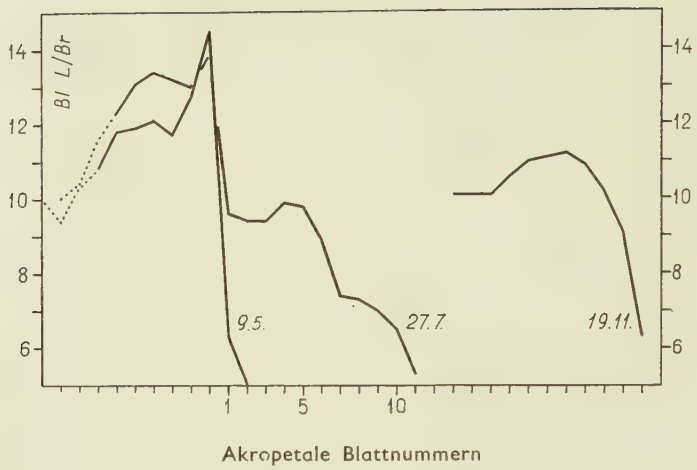


Abb. 37. Die Veränderung der relativen Blattlänge bei *Lobelia*-Rosetten, die im Jahre 1939 am mittleren Teil des südlichen Ufers des Siggeforasjön gesammelt wurden. Akropetale Blattnummern von der Diskontinuitätsstelle an.

sjön (30 km WNW von Uppsala, vgl. Lohammar 1938) angeführt, welche die obige Darstellung der morphologischen zeitlichen Variation in gewissem Grade ergänzen und bestätigen. Die Wasserfarbe variiert nach Beobachtungen von W. Rodhe um etwa 60 lmg Pt und die Wasserstandsamplitude beträgt über 1 m. Die erste Sammlung erfolgte in ca. 2 dm tiefem Wasser am 9.5.1939. Frühjahrsblätter hatten sich in diesem Zeitpunkt noch nicht zu entwickeln begonnen. Die letzten vollausgebildeten Blattklassen weisen stark zunehmende relative Länge auf (Abb. 37), was mit steigendem Wasserstand gegen Ende der vorhergehenden Vegetationsperiode zusammenhängen dürfte. Am 27.7.1939 wurden die Rosetten in 1—2 dm Tiefe gesammelt, wo sie zusammen mit blühendem *Ranunculus reptans* vorkamen, was zeigt, dass der Wasserstand kürzlich gestiegen war. Die Kurve der relativen Blattlänge lässt sich leicht an die vorhergehende anknüpfen. Nach den ersten Frühjahrsblättern zeigt die Kurve steigende Tendenz, worauf jedoch rasch ein ausgesprochener Abfall folgt. Dies hängt sicher mit einer fortschreitenden Senkung des Wasserspiegels zusammen, und die Kurve kann am ehesten mit der für emerse Kalven-Rosetten gefundenen verglichen werden (Abb. 35). Die letzte Sammlung erfolgte am 19.11.1939. Der Wasserstand war sehr niedrig, und die erfrorenen Rosetten befanden sich ein paar Dezimeter über der Wasseroberfläche. Die Anzahl lebender Blätter war leider nicht gross genug, um eine Anknüpfung der Kurve an die vorhergehenden zuzulassen.

XI. Umpflanzungsversuche.

Ein orientierender Umpflanzungsversuch wurde bereits im Sommer 1934 vorgenommen. Das Ausgangsmaterial bestand teils in Rosetten, die in 30—33 cm Tiefe im Lindhults Göl gesammelt worden waren (vgl. Tab. 18: 33), teils in solchen aus ca. 45 cm Tiefe im Stråken (Tab. 18: 17); sämtliche Rosetten waren natürlich steril. Die Einpflanzung geschah direkt auf dem Seeboden in einem markierten Gebiet, welches vorher von aller natürlichen Vegetation befreit worden war, und musste unter diesen Umständen in relativ geringer Tiefe (3—5 dm) stattfinden. Die Messungen umfassten 5 Rosetten von jeder Art; die Resultate sind in Abb. 38 dargestellt, welche die Veränderungen der relativen Blattlänge wiedergibt.

Die Kurve *Str* bezieht sich auf Rosetten aus dem Stråken, die am 7.8.34 in ca. 35 cm Tiefe (Pegel —10 cm) beim Kalvudden gesammelt wurden. Rosetten von derselben Stelle waren am 10.7. in 30—35 cm Tiefe im Lindhults Göl eingepflanzt worden. Sie wurden am 6.8. bei unverändertem Wasserstand wieder herausgeholt und gemessen (Kurve *Str-Li*). Die neugebildeten Blätter stehen fast aufrecht (Abb. 39), und ihre relative Länge zeigt eine starke Zunahme, die nach demselben Niveau tendiert, welches die Kurve *Li* hat. Diese stellt Rosetten dar, die am 6.8. in ca. 32 cm Tiefe

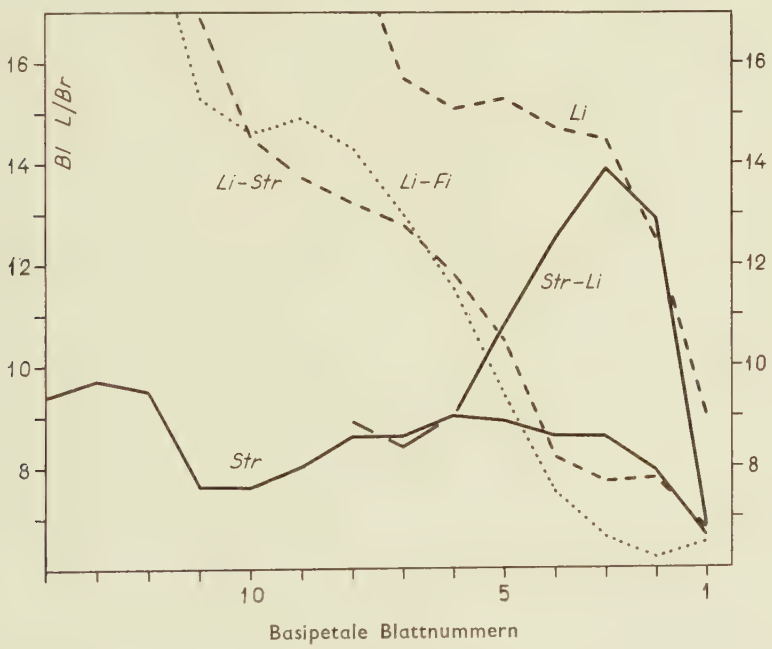


Abb. 38. Die Umpflanzungsversuche im Sommer 1934. Siehe Text.

Str-Li *Li-Fi*

Abb. 39. Silhouettenbild einer aus dem Stråken in den Lindhults Göl (*Str-Li*) bzw. einer aus dem Lindhults Göl in den Fiolen (*Li-Fi*) verpflanzten *Lobelia*-Rosette.

im Lindhults Göl gesammelt wurden. Von derselben Stelle waren früher Rosetten teils in den Stråken (6.7., 45 cm Tiefe beim Kalvudden, Pegel —3), teils in den Fiolen (7.7., 36—39 cm Tiefe im Kajsevik) verpflanzt worden. Die ersteren wurden am 7.8. bei 7 cm niedrigerem Wasserstand wieder herausgenommen, die letzteren am 2.8. bei 2 cm tieferem Wasserspiegel. Die Veränderungen der relativen Blattlänge in den beiden Fällen werden durch die Kurven *Li-Str* und *Li-Fi* dargestellt. Die erstere tendiert nach demselben Niveau wie die Kurve *Str*, während die jüngsten Blätter aus dem Fiolen eine geringere relative Länge haben. Auf Abb. 39 fallen sie durch ihre starke epinastische Krümmung auf.

In den Sommern 1936—1938 wurden Umpflanzungsversuche in grösserem Umfang angestellt. Dabei wurden die Rosetten in emaillierte Blechschüsseln gepflanzt (Durchmesser 36 cm, Höhe 8,5 cm), die mit drei an einem Tragring befestigten Eisendrähten gehoben werden konnten (siehe Abb. 40). In den Fällen, wo die Schüsseln in grössere Tiefe niedergelassen werden sollten, wurde ein Drahtseil am Ring angebracht; das obere Ende des Seiles wurde an einer als Schwimmer dienenden, verkorkten Literflasche befestigt, die einen Zettel mit der Bitte an die Bevölkerung enthielt, die Versuche nicht zu stören. In einem Teil der Fälle wurden die Kulturen jedoch von Unbefugten gehoben und wieder in unachtsamer Weise herabgelassen, wodurch der Sand und die Rosetten teilweise fortgespült wurden.

Als Substrat bei den Verpflanzungen diente in der Regel Sand, der im Sommer 1936 vom Ufer der Seen geholt worden war, in welche die Kulturen eingesenkt wurden, aber 1937 und 1938 in sämtlichen Fällen vom Ufer des Stråken beim Limnologischen Laboratorium stammte. Nach dem Einpflanzen der Rosetten wurde die Oberfläche mit einer dünnen Kiesschicht bedeckt, die bei vorsichtigem Herablassen der Schüsseln jede Fortspülung des feinen Sandes verhinderte. In einigen Fällen wurde mit

Abb. 40. Kultur von *Str*-Rosetten, fertig zur Einsenkung in 5 m Tiefe im Stråken. Die Flasche links dient als Schwimmer für das obere Ende des Seils.

einer dünnen Sandschicht bedeckte Dygyttja verwendet, die immer aus ca. 1,4 m Tiefe vor dem Limnologischen Laboratorium genommen wurde. — Als Ausgangsmaterial dienten gewöhnlich sterile Rosetten aus dem Fiolen, die im und unmittelbar südlich vom Kajsevik in einem 20—30 cm unter dem Pegelstand von 84 cm gelegenen Strandgürtel gesammelt worden waren, sowie in einigen Fällen auch Rosetten aus dem Stråken vor dem Limnologischen Laboratorium aus einer Tiefe von 139 cm unter dem Pegelstand von 50. Das Ausgangsmaterial stammte also von den Populationen, deren morphologischen Rhythmus unter natürlichen Verhältnissen wir oben (Kap. IX) kennengelernt haben. Der Kürze halber werden im folgenden die sich auf die Ursprungsseen beziehenden Bezeichnungen *Fi*- bzw. *Str*-Rosetten verwendet.

Wir beginnen mit einer Beschreibung der Umpflanzungsversuche im **Stråken**, welche am umfassendsten waren. Die Kulturen wurden hier beim „Stora Dörrnabben", ca. 300 m von der Probenentnahmestelle ausgesetzt, die beim Studium der Milieufaktoren benutzt wurde (Åberg & Rodhe 1942 *p.* 78, 184). Die im Sommer 1936 bei *Fi*-Rosetten erhaltenen Resultate sind in Tab. 27 und Abb. 41 dargestellt. Da eine Kultur in sehr seichtem Wasser natürlich stark durch die Veränderungen des Wasserstandes und den Wellenschlag gestört worden wäre, wurde ein Kulturversuch in einem glasierten Tontrog gemacht, der an einer exponierten Stelle stand. Als Substrat diente dieselbe Art Sand wie in den übrigen Fällen,

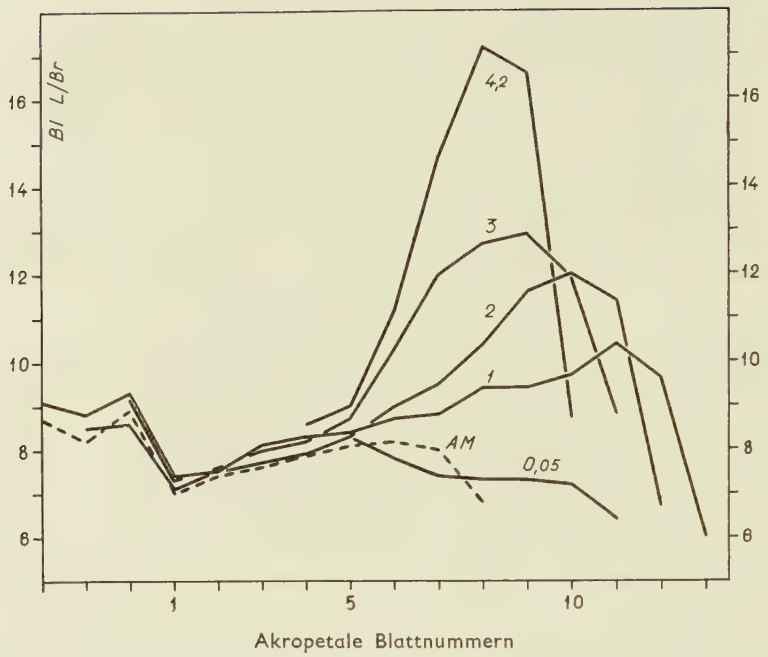


Abb. 41. Die Veränderung der relativen Blattlänge bei *Fi*-Rosetten, die vom 28.6. bis zum 6.8.1936 in verschiedener Tiefe im Stråken gezüchtet wurden. *AM* = Ausgangsmaterial. Vgl. Tab. 27.

und die Rosetten wurden unter einer ca. 5 cm dicken Schicht des Stråken-Wassers gehalten. Die auf diese Weise gewonnenen Resultate dürften befriedigenden Aufschluss über die Wachstumsverhältnisse bei nahezu maximaler Lichtstärke geben.

Bei Berechnung der durchschnittlichen Veränderung der relativen Blattlänge in den Blattserien wurden diese in der oben (S. 126) angegebenen Weise synchronisiert, wobei die in der Regel erhaltene Diskontinuitätsstelle den Ausgangspunkt bildete. Bei den in 4,2 m Tiefe ausgesetzten Rosetten war jedoch der Blattabfall so weit fortgeschritten, dass im wesentlichen nur die während der Umpflanzungsperiode ausgebildeten Blätter noch vorhanden waren. Wie aus Abb. 41 hervorgeht, kann die Kurve jedoch leicht an die übrigen angeknüpft werden. Wir sehen, wie die jüngsten Blätter des Ausgangsmaterials nach dem Aussetzen im Stråken eine mit zunehmender Wassertiefe immer ausgesprochenere Längenstreckung aufweisen. In der Vergleichskultur mit 0,05 m Wassertiefe ist dagegen die relative Blattlänge auf ein Mass gesunken, das sogar unter dem der Ausgangspopulation liegt (vgl. Abb. 31). Die Anzahl neugebildeter Blätter

Tab. 27. Umpflanzungsversuche mit *Fi*-Rosetten im Sträken 28.6.–6.8. 1936 (39 Tage). Pegelwert am Beginn und am Ende des Versuches: 42 cm. Bezeichnungen siehe S. 108. Basipetale Blattnummern. *M* = Tiefenlage der Kulturen in Metern. Ausgangsmaterial: siehe Tab. 24 : 2.

M	*N*	*H*	*W*	*BlZ*	*Al*	*Ad*	4. Blatt		3. Blatt	
							L	*Br*	*L*	*Br*
0,05	8	18	40	13,6+7,8	11,3	1,61	15,6	2,15	14,6	2,03
1,0	10	25	41	16,9+6,1	11,0	1,87	25,6	2,64	25,6	2,46
2,0	10	29	38	13,6+2,4	8,1	1,64	30,8	2,66	28,5	2,38
3,0	10	34	35	12,1+5,0	9,0	1,81	33,5	2,64	30,8	2,40
4,2	9	38	21	5,8+1,4	3,4	1,22	33,6	2,45	36,7	2,13
1,0 (*G*)	10	27	44	15,8+5,9	10,8	1,55	28,3	2,77	29,1	2,68

Bemerkungen:

0,05 m: In einem Tontrog gezüchtet, vgl. S. 137. Gemessen am 5.8.1936. Die älteren Blätter sind gelbgrün, die jüngeren lebhaft grün. Die entblössten Teile der Wurzeln sind grün.

3,0 m: Die mittleren Blätter der Rosetten haben mehr oder weniger zusammengedrückte Luftkanäle, die jüngsten Blätter sind oft spatelförmig.

4,2 m: Die Blätter wie in 3,0 m Tiefe, bis zur Basis grün.

1,0 m (*G*): Substrat: Dygyttja (in den übrigen Fällen Sand).

ist hier gering; sie zeigt ein Maximum in 1 m Tiefe und nimmt dann bei weiter zunehmender Tiefe wieder ab.

Um eine Vorstellung von den absoluten Dimensionen der Blätter zu geben, wurden dieselben für das 3. und 4. Blatt von der Spitze aus berechnet (man beachte die von Abb. 41 abweichende Numerierungsart), deren Wachstum als im wesentlichen abgeschlossen angesehen werden kann, während gleichzeitig die Sonderzüge für die verschiedenen Milieus am deutlichsten hervortreten. Die Zunahme der relativen Blattlänge von 0,05 auf 1 m ist von einer stark hervortretenden, harmonischen Vergrösserung der Blätter begleitet; und wir finden hier also die erste Phase wieder, welche wir früher, ausgehend von dem Messungsmaterial natürlicher Populationen, erörtert haben (S. 114), und die auch bei den in Exp. IV (S. 40) gezüchteten Rosetten erkennbar ist (Tab. 9: 0—2). Von 1 bis 3 m Tiefe besteht die morphologische Veränderung hauptsächlich in einer Blattverlängerung. Eine sichere Tendenz zu Abnahme der Blattbreite macht sich erst in 4.2 m Tiefe bemerkbar, wo die Lichtversorgung der Rosetten weit unter ihrem Existenzminimum lag (vgl. Tab. 18, Bem.). Die Blätter hatten hier wie in 3 m Tiefe zusammengedrückte Luftkanäle, weshalb sie ein

Abb. 42. *Fi*-Rosetten nach Kultur in verschiedener Tiefe des Stråken im Sommer 1936. Substrat: Sand. Vgl. Tab. 27.

gleichsam zerknittertes Aussehen und unregelmässige Querschnitte aufwiesen. Dieselbe Erscheinung wurde auch bei Dunkelkultur unter einer dünnen Wasserschicht beobachtet (S. 132) und dürfte daher nicht auf dem Wasserdruck beruhen, sondern hängt sicher zu einem wesentlichen Teil mit dem bei gehemmter Assimilation gestörten Gaswechsel zusammen.

Die Rosettenform erfährt eine starke Veränderung mit zunehmender Tiefe, was durch die Silhouettenbilder in Abb. 42 veranschaulicht wird. Die Höhe nimmt kontinuierlich mit sinkender Lichtstärke zu, was teils auf die steigende Länge der neugebildeten Blätter, teils auf ihre immer senkrechtere Stellung zurückgeführt werden kann. Die starke Verkleinerung der Rosettenweite in 4,2 m Tiefe hängt ebenfalls mit dieser veränderten Stellung der Blätter zusammen, aber auch mit der Verringerung der Blattzahl. — Gleichartige Veränderungen der Rosettenform haben wir früher bei Exp. IV (Tab. 9) sowie bei den Messungen natürlicher Populationen gefunden (Abb. 25).

Die Länge der Rosettenachse zeigt eine sehr starke Korrelation mit der totalen Blattzahl ($Al \times 2 \approx BlZ$), eine Tendenz zu Rosettenauflösung in grossen Tiefen ist also nicht vorhanden (vgl. S. 120). Der maximale Durchmesser des Zentralzylinders (*Ad*) variiert ziemlich unregelmässig; seine in grösserer Tiefe wahrscheinlich fallende Tendenz kann natürlich nur im Zusammenhang mit den niedrigen Werten von *Al* hervortreten, welche zeigen, dass die älteren, vor der Umpflanzung gebildeten Teile der Achse abgestorben sind.

Die Beobachtungen, welche im Sommer 1936 über die Reaktionen der *Str*-Rosetten unter verschiedenen Lichtverhältnissen gemacht wurden, sind in Tab. 28 und Abb. 43 zusammengestellt. Die oberste Kurve (*Lb*) bezieht sich auf Rosetten, deren Lichtversorgung sich radikal verschlech-

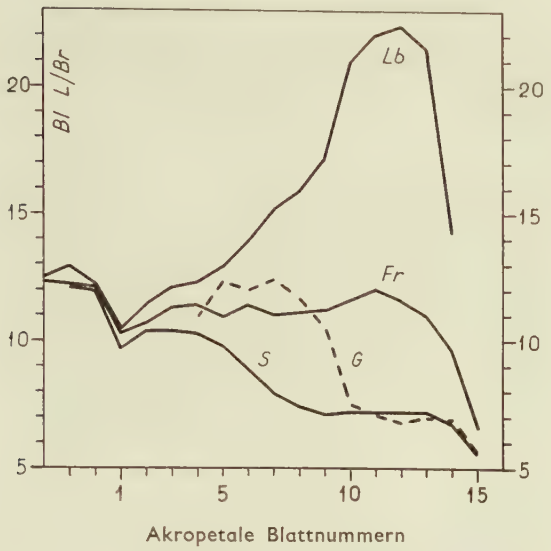


Abb. 43. Die Veränderung der relativen Blattlänge bei unter verschiedenen Bedingungen wachsenden *Str*-Rosetten. Vgl. Tab. 28.

Tab. 28. Umpflanzungsversuche etc. mit *Str*-Rosetten 1936.

	N	*H*	*W*	*BlZ*	*Al*	*Ad*	5. Blatt		4. Blatt		3. Blatt	
							L	*Br*	*L*	*Br*	*L*	*Br*
S	8	24	66	16,9+9,9	15,2	2,42	18,4	2,56	17,1	2,40	15,7	2,17
G	6	30	59	13,7+8,0	13,0	1,92	19,5	2,76	18,2	2,68	17,8	2,53
Fr	12	43	71	23,5+5,3	18,4	2,33	41,1	3,43	39,2	3,37	35,6	3,15
Lb	8	68	52	20,4+2,1	14,6	2,18	58,5	2,81	60,6	2,76	56,5	2,53

Bemerkungen:

S = *Str*-Rosetten (Tab. 24: 8), welche in der Zeit vom 28.6.—5.8.1936 in einem glasierten Tontrog auf Sand gezüchtet wurden. Der Sand war mit einer 5 cm dicken Schicht Stråken-Wasser bedeckt. Die älteren Blätter gelbgrün.

G: Wie *S*, aber auf Dygyttja. Züchtungszeit: 5.7.—12.8.1936. Die älteren Blätter gelb—gelbgrün.

Fr: Frei wachsende Rosetten in 1,3 m Tiefe im Stråken; siehe Tab. 24: 9.

Lb: Rosetten, die am 3.8.1936 in einer Tiefe von 103 cm eingesammelt wurden, ein paar Meter innerhalb des nördlichen Teiles der Landungsbrücke des Limnologischen Laboratoriums, die am 4.7.1936 fertiggestellt worden war. Die jüngsten Blätter hellgrün, gegen die Spitze oft pfriemenförmig schmäler werdend. Ein Teil der mittleren Blätter hat zusammen gedrückte Luftkanäle.

Lb *S*

Abb. 44. Silhouettenbilder in horizontaler (oben) und vertikaler (unten) Projektion von *Str*-Rosetten, die unter stark verschlechterten (*Lb*) bzw. verbesserten (*S*) Lichtbedingungen wuchsen. Vgl. Tab. 28.

terte, ohne dass eine Umpflanzung vorgenommen zu werden brauchte. Sie wurden nämlich unter einer Landungsbrücke gesammelt, die zu Beginn des Sommers gelegt worden war. Zum Vergleich ist eine bereits auf Abb. 31 dargestellte Kurve für freiwachsende Rosetten von einem nahegelegenen Standort in 3 dm tieferem Wasser eingezeichnet (*Fr*). Ferner ist eine Kurve (*S*) für *Str*-Rosetten wiedergegeben, welche in Sand in einen glasierten Tontrog gepflanzt wurden und dort in einer 5 cm dicken Schicht von Stråken-Wasser wuchsen, sowie eine Kurve (*G*) für Rosetten, die etwas später unter im übrigen gleichen Verhältnissen in Dygyttja gepflanzt wurden.

Ein Blick auf die in Tab. 28 angeführten absoluten Werte einiger der jüngeren Blattklassen (basipetale Nummern) zeigt grundsätzlich dieselben Verhältnisse, die wir früher bei den *Fi*-Rosetten gefunden haben. Bei maximaler Lichtstärke (*S*, *G*) sind die Blätter klein. Eine mässige Senkung der Lichtstärke (*Fr*) resultiert in einer Zunahme sowohl der Blattlänge als der Blattbreite, wobei die erstere jedoch stärker zunimmt. Eine weitere Verminderung der Lichtstärke auf einen Wert unter dem Existenzminimum (*Lb*) führt zur Bildung langer Blätter mit stark herabgesetzter Breite;

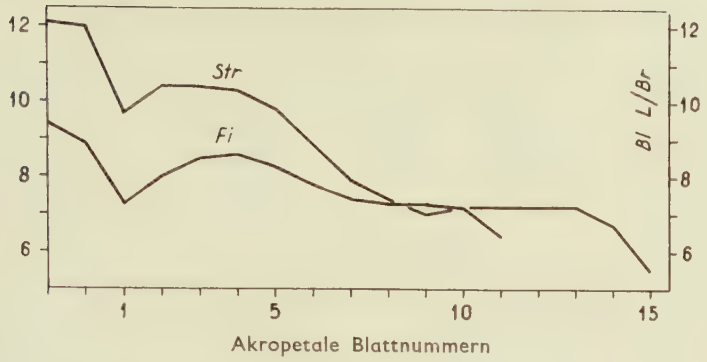


Abb. 45. Unter identischen Bedingungen gezüchtete *Str*- und *Fi*-Rosetten. Auf Sand in 5 cm hoher Wasserschicht. Vgl. Tab. 27: 0,05 m und Tab. 28: *S*.

die Zunahme der absoluten Blattlänge ist in diesem Fall ungewöhnlich stark, was damit zusammenhängen dürfte, dass sich die Rosetten, abgesehen von den veränderten Lichtverhältnissen, ungestört entwickeln konnten. — Auch die Rosettenform erfährt die typischen Veränderungen, die wir früher kennengelernt haben; Silhouettenbilder von zwei extremen Rosettentypen zeigt Abb. 44.

Die *Str*-Rosetten „*S*" wurden in demselben Trog gezüchtet wie die *Fi*-Rosetten „0,05 m", und ihr Milieu kann in allen Beziehungen als identisch betrachtet werden. Die Kurven für die Veränderung der relativen Blattlänge sind in Abb. 45 zusammengestellt. Die Blattbildungsgeschwindigkeit war bei den *Str*-Rosetten grösser, aber die jüngsten Blätter zeigen eine in beiden Fällen identische relative Länge, und auch ihre absoluten Dimensionen sind gleichartig. Wie wir später sehen werden, darf man diesen Umstand und die gleichartigen Erfahrungen vom Sommer 1934 nicht dahin verallgemeinern, dass Rosetten verschiedener Herkunft immer eine rasche und vollständige morphologische Konvergenz bei Verbringung in dasselbe Milieu aufweisen. Bei maximaler Lichtstärke scheinen überhaupt Tendenzen zu morphologischer Variation, die bei schwächeren Lichtstärken deutlich hervortreten, verschleiert oder unterdrückt zu werden (vgl. S. 133).

Im Sommer 1937 umfassten die Umpflanzungsversuche (Tab. 29, Abb. 46, 47) einen bedeutend längeren Zeitraum als 1936 (59 Tage gegen 39). Trotz der früher erfolgten Umpflanzung war die Anzahl ausgebildeter Frühjahrsblätter nur unbedeutend geringer als 1936. Ein Vergleich von Abb. 41 und 46 zeigt jedoch, dass sich diese Blätter in einem bedeutend plastischeren Stadium befunden haben müssen. Während das 5. Früh-

Tab. 29. Umpflanzungsversuche mit *Fi*- und *Str*-Rosetten im Stråken, 12.6.—10.8.1937 (59 Tage). Pegelwert am Beginn des Versuches 53 cm, am Ende desselben 28 cm. Ausgangsmaterial siehe Tab. 24 : 4 und 10. Bezeichnungen wie in Tab. 27.

	M	*N*	*H*	*W*	*BlZ*	*Al*	*Ad*	5. Blatt		4. Blatt	
								L	*Br*	*L*	*Br*
Fi	1	10	25	39	15,7+6,3	9,5	1,58	26,5	2,72	27,1	2,68
	2	10	30	42	14,2+4,4	8,4	1,56	33,4	2,84	32,9	2,81
	3	10	29	46	10,4+3,1	6,2	1,52	31,0	2,35	29,0	2,42
	3,5	10	30	39	9,9+3,1	5,9	1,56	32.8	2,24	30,2	2,21
	4	10	34	29	7,4+1,7	4,1	1,32	34,4	2,07	30,5	1,84
	1(*G*)	10	31	51	15,3+4,0	9,2	1,55	35,3	2,99	34,8	2,86
Str	2	9	30	70	19,1+8,3	15,4	2,34	29,3	3,21	28,7	3,13
	4	10	37	34	8,8+2,9	6,6	2,02	31,2	2,29	30,8	2,27

Bemerkungen:

Fi, 1 m: Tiefe 100—75 cm. Bei der Aufnahme der Kultur war der Sand mit einer 1—3 mm dicken Sedimentschicht bedeckt. Zwischen den *Lobelia*-Rosetten sind kleine Exemplare von *Juncus supinus* emporgewachsen.

» 2 m: Tiefe 207—182 cm. Die Sedimentschicht ist bis zu 5 mm dick; die Blätter sind jedoch bis zur Basis frei. Die unteren Teile der Wurzeln haben hier wie in 1 und 3 m Tiefe Roströhren.

» 3 m: Tiefe 300—275 cm. Die Blätter sind in der Regel bis zur Basis grün; auch die blossen Teile der Wurzeln sind grün. Einzelne Blätter mit zusammengedrückten Luftkanälen. Die Wurzelsysteme sind hier etwas schwächer entwickelt als in 1 und 2 m Tiefe.

» 3,5 m: Tiefe 345—320 cm. Wie 3 m. Blätter mit zusammengedrückten Luftkanälen sind jedoch häufiger.

» 4 m: Tiefe 395—370 cm. Wie 3,5 m. Die Wurzelsysteme sind relativ schwach entwickelt.

» 1 m: (*G*): Tiefe 95—70 cm. Substrat: Dygyttja (in den übrigen Fällen Sand).

Str, 2 m: Tiefe 200—175 cm. Bis zu 5 mm dicke Sedimentschicht; die Blätter sind jedoch bis zur Basis frei. Die Wurzelsysteme sind gut entwickelt.

» 4 m: Tiefe 400—375 cm. Bis zu 7 mm dicke Sedimentschicht; die Blattbasen sind jedoch in der Regel frei (grün), in ein paar Fällen haben sie Rostniederschläge. Die Blattkanäle sind mehr oder weniger stark zusammengedrückt, die Wurzelsysteme sehr schwach entwickelt.

jahrsblatt 1936 fast unveränderte Form auch nach Kultur in grösserer Tiefe hatte, weist dieses Blatt 1937 starke Veränderungen auf.

Die Wasserfarbe dürfte durchschnittlich im Sommer 1937 etwas schwächer gewesen sein, und da ausserdem der Wasserstand im Verlauf

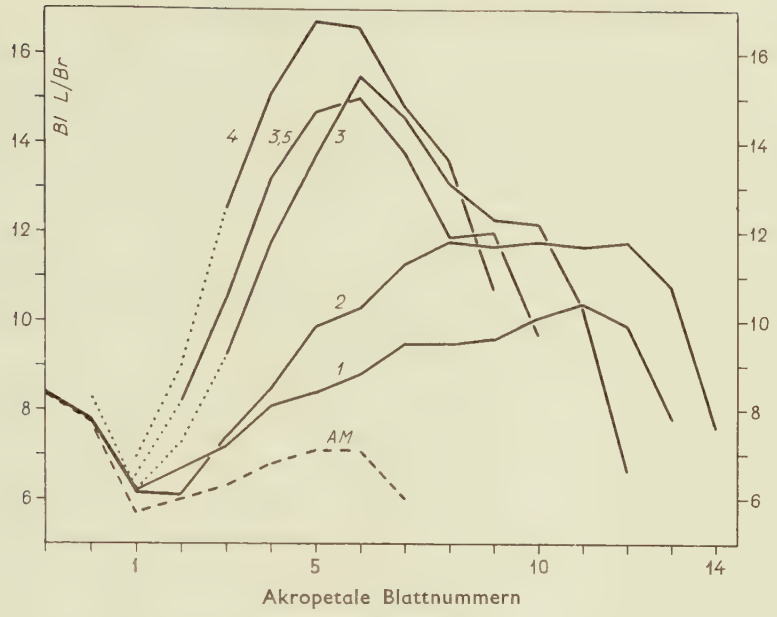


Abb. 46. Die Veränderung der relativen Blattlänge bei *Fi*-Rosetten, die vom 12.6. bis zum 10.8.1937 in verschiedener Tiefe im Stråken gezüchtet wurden. *AM* = Ausgangsmaterial. Vgl. Tab. 29.

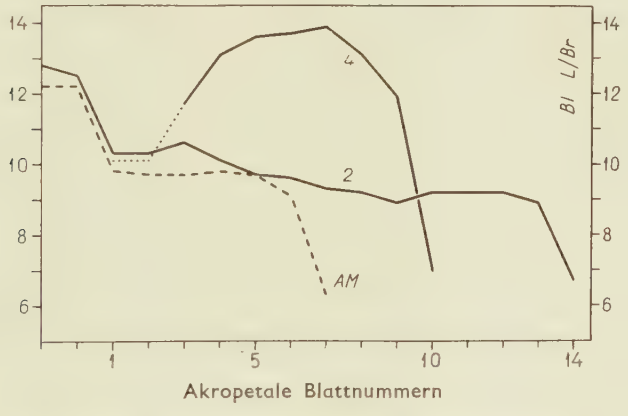


Abb. 47. Die Veränderung der relativen Blattlänge bei *Str*-Rosetten, die vom 12.6. bis zum 10.8.1937 in verschiedener Tiefe im Stråken gezüchtet wurden. Vgl. Tab. 29.

des Versuchs 25 cm sank, kann man annehmen, dass die Lichtstärke etwas grösser war als bei den entsprechenden Kulturen 1936. Mit Sicherheit lässt sich dies jedoch nicht aus der Neigung oder den Maxima der Kurven in Abb. 41 und 46 ablesen, was zweifellos auf dem verschiedenen Zustand

des Ausgangsmaterials und der verschiedenen Versuchsdauer in den beiden Sommern beruht. Möglicherweise kann man eine Wirkung der rascheren Abnahme der Lichtstärke mit der Tiefe im Jahre 1936 darin erblicken, dass der Divergenzwinkel beispielsweise zwischen den Kurven *1* und *3* (ca. 45°) in diesem Jahr grösser ist als 1937 (ca. 35°). Ein Zeichen besserer Lichtversorgung i. J. 1937 können wir auch in der Verschiebung der maximalen Blattbildungsgeschwindigkeit von 1 auf 2 m sehen.

Trotz der längeren Kulturzeit erreichte die relative Länge der neugebildeten Blätter ein stabiles Niveau nur in 2 m Tiefe. Wie man die Zunahme der relativen Länge der jüngsten Blätter in 1 m Tiefe zu deuten hat, ist unsicher. In 3 m Tiefe und darunter kann ein Gleichgewicht zwischen Formbildung und Milieu überhaupt nicht eintreten, da die Lichtstärke hier unter dem Existenzminimum der Rosetten liegt (vgl. den starken Blattabfall und die Zusammendrückung der Blattkanäle). Deshalb kann man annehmen, dass die Rosetten nach hinreichender Kulturzeit an immer stärkeren trophischen Störungen leiden, welche bewirken, dass das Blattwachstum in einem anormal frühen Stadium aufhört und dass die relative Blattlänge trotz des niedrigen absoluten Wertes der Breite kleiner bleibt als bei den zuerst entwickelten Blättern. In 1 und 2 m Tiefe hat schon das 3. Blatt, von der Spitze gerechnet, maximale relative Länge, während diese in 3 m Tiefe erst von dem 7., in 3,5 m erst von dem 5. und in 4 m von dem 4.—5. Blatte erreicht wird. In den grössten Tiefen nimmt offenbar sogar die Fähigkeit der Rosetten zur Bildung unterernährter Zwergblätter ab.

In 2 und 4 m Tiefe wurden auch Kulturen von *Str*-Rosetten ausgesetzt. Bei den hier vorliegenden Lichtverhältnissen treten die Unterschiede in der morphologischen Reaktion zwischen diesen und den *Fi*-Rosetten stark hervor. Wie ein Vergleich zwischen Abb. 46 und 47 ergibt, erreicht die relative Blattlänge bei dem letzteren Material bedeutend höhere Werte, was um so auffallender erscheint, als der Ausgangswert hier niedriger ist. Zurückgeführt auf absolute Blattdimensionen, beruht der Unterschied auf den beiden Umständen, dass bei den neugebildeten *Str*-Blättern die Blattlänge geringer und die Blattbreite grösser ist als bei den *Fi*-Blättern.

Etwas verblüffend kann es erscheinen, dass die in 2 m Tiefe ausgesetzten *Str*-Rosetten Blätter mit erheblich geringerer relativer Länge ausbilden als die, welche in ihrem natürlichen Milieu in nur 1,4—1,2 m Tiefe verblieben (Abb. 31). Dies hat vermutlich mehrere zusammenwirkende Ursachen. Erstens ist die Wasserfarbe in der Regel in der Aneboda-Bucht etwas dunkler als draussen in der Tiefrinne des Stråken (Åberg & Rodhe 1942 *p.* 126), zweitens werden die Rosetten der natürlichen Population etwas durch die gegenseitige Beschattung des Bestandes beeinflusst, und drittens

wirken vermutlich die Schädigungen des Wurzelsystems beim Umpflanzen sowie das veränderte Substrat (Sand) herabsetzend auf die relative Blattlänge (vgl. S. 153).

Bei der Länge der Kulturzeit im Sommer 1937 war das Absterben der basalen Blätter in tieferem Wasser so stark, dass es bisweilen schwierig war, die Diskontinuitätsstelle der Blattserien zu identifizieren. Um ihre Synchronisierung zu erleichtern, wurde im Sommer 1938 eines der jüngsten Blätter der Rosetten beim Aussetzen der Kulturen durch einen Ring aus feinem Silberdraht (0.2 mm Durchmesser) kenntlich gemacht. Hierzu wurde das, von der Spitze gerechnet, vierte der ohne Freipräparieren sichtbaren Blätter gewählt, welches bei den *Fi*-Rosetten 8—15 mm lang war und sich bei den Messungen als identisch mit dem 2.—3. Frühjahrsblatt erwies (akropetale Numerierung von der Diskontinuitätsstelle aus). Bei den *Str*-Rosetten war das beringte Blatt mit dem 1.—3. Frühjahrsblatt identisch und seine Anfangslänge betrug 20—35 mm. Bei Berechnung der Durchschnittskurven für die Blattserien der verschiedenen Kulturen bildete das beringte, als Nr. 0 bezeichnete Blatt den Ausgangspunkt, und in Tab. 30 ist die Anzahl akropetal hiervon befindlicher Blätter besonders angegeben (*NBl*). Die mit dieser Methode erhaltenen Kurven sind in der Hauptsache mit den in der früher angegebenen Weise berechneten vergleichbar (S. 126). Die Verschleierung der Diskontinuitätsstelle, welche auf dem etwas wechselnden Abstand des 0-Blattes von derselben beruht, spielt keine Rolle, da bei Beurteilung der Umpflanzungssversuche nur die Ausgestaltung der akropetal vom 0-Blatt gelegenen Blattserie von Interesse ist. In den Fällen, wo das 0-Blatt im Verlauf des Versuches abgestorben war, sass der Ring oft noch um seine Reste und ermöglichte eine Numerierung des ersten erhaltenen Blattes. In einigen Fällen war der Ring ganz verschwunden, und dann konnte man bei Einordnung der Blattserie unter die übrigen nur von den basipetalen Blattnummern ausgehen.

Die Ergebnisse der Umpflanzungsversuche im Stråken im Sommer 1938 sind in Tab. 30 sowie in Abb. 48 und 49 dargestellt. Wir betrachten zunächst das Verhalten der *Fi*-Rosetten. Der Divergenzwinkel der ansteigenden Teile der Kurven für die Veränderung der relativen Blattlänge in 1 bzw. 3 m Tiefe beträgt in diesem Jahr nur ca. 15° (1936: 45°, 1937: 35°), was mit der erheblich höheren Lichttransmission des Wassers in Zusammenhang gebracht werden kann. Dieser Umstand hat auch die Ausbildung einer maximalen Anzahl Blätter noch in 3 m Tiefe ermöglicht. Der starke Rückgang der relativen Blattlänge bei den in dieser Tiefe zuletzt ausgewachsenen Blättern (Nr. 7—10 bei akropetaler Numerierung) kann unter diesen Umständen eigentümlich erscheinen, aber tatsächlich dürfte die

Tab. 30. Umpflanzungsversuche mit *Fi*- und *Str*-Rosetten im Stråken, 13.6.—24.8.1938 (72 Tage). Pegelwert am Beginn des Versuches 36 cm, am Ende desselben 6 cm. Ausgangsmaterial: *Fi*-Rosetten, eingesammelt am 10.6. (vgl. die etwas spätere Messung, Tab. 24 : 6), *Str*-Rosetten, eingesammelt am 11.6. (vgl. Tab. 24 : 12). *NBl* = Zahl der akropetal um das ringgemerkte Blatt befindlichen Blätter mit einer Länge bis zu 5 mm hinab. Die übrigen Bezeichnungen wie in Tab. 27.

	M	*N*	*H*	*W*	*BlZ*	*NBl*	*Al*	*Ad*	5. Blatt		4. Blatt	
									L	*Br*	*L*	*Br*
Fi	1	10	29	45	14,5+3,1	10,2	9,0	1,36	32,1	2,94	30,7	2,79
	2	10	35	42	16,0+4,1	11,0	9,5	1,43	33,9	2,92	33,2	2,81
	3	10	33	49	18,0+3,3	11,7	9,7	1,86	31,4	2,79	30,7	2,79
	4	3	36	32	9,7+1,0	—	5,0	1,23	35,7	2,23	34,3	2,17
	5	7	33	23	8,7+6,0	8,0	6,1	1,51	26,3	1,81	21,6	1,71
	1 (*G*)	10	34	40	12,6+2,5	9,4	7,6	1,22	33,4	2,97	33,3	2,87
Str	1	10	30	66	24,8+5,7	14,4	15,2	2,43	26,0	3,67	26,4	3,45
	2	10	32	60	23,4+3,9	14,2	14,6	2,22	30,7	3,41	29,8	3,26
	3	10	47	67	21,7+5,1	15,3	15,4	2,66	42,9	3,46	41,1	3,39
	4	10	40	56	15,4+3,8	12,4	11,3	2,57	39,0	2,91	37,5	2,87

Bemerkungen:

Fi, 1 m: Tiefe 100—70 cm. Die Blätter sind bis zur Basis dunkelgrün, das Wurzelsystem ist kräftig entwickelt.

» 2 m: Tiefe 200—170 cm. Blätter wie oben, Wurzelsysteme schwächer, unten rostgefärbt.

» 3 m: Tiefe 320—290 cm. Bis zu diesem Niveau überlebten sämtliche Rosetten. Blätter bis zur Basis grün, Nr. 3—6 (basipetale Numerierung) mit zusammengedrückten Luftkanälen.

» 4 m: Tiefe 460—430 cm. Beim Hinunterlassen stellte sich das Kulturgefäss schief, und die meisten Rosetten wurden von Dygyttja bedeckt. Nur 4 überlebten und von diesen wurden 3 gemessen; diese hatten bis zur Basis grüne Blätter und zusammengedrückte Luftkanäle.

» 5 m: Tiefe 520—490 cm. 7 überlebende Rosetten mit bis zur Basis grünen Blättern. 3 Rosetten mit totem Vegetationspunkt. Die Luftkanäle der Blätter sind zusammengedrückt, die jüngsten Blätter spatelförmig.

» 1 m (*G*): Tiefe 100—70 cm. Substrat: Dygyttja. Wie die Parallelkultur auf Sand.

Str, 1 m: Tiefe 100—70 cm. Blätter bis zur Basis grün, Wurzelsystem kräftig entwickelt.

» 2 m: Tiefe 200—170 cm. Wie 1 m.

» 3 m: Tiefe 310—280 cm. Wie 1 m. Die älteren Wurzeln sind jedoch unten rostgefärbt; an einigen Rosetten sind die Luftkanäle der Blätter zusammengedrückt.

» 4 m: Tiefe 415—385 cm. 2 Rosetten tot. Die Blätter sind bis zur Basis grün, das ringgemerkte Blatt und die zunächst folgenden oft auffallend spatelförmig. Die

Lichtstärke hier an der Grenze der für fortgesetztes Wachstum erforderlichen stehen, und die trophischen Störungen haben sich, eventuell unterstützt durch den Wasserdruck, darin geäussert, dass die Luftkanäle der fraglichen Blätter zusammengedrückt wurden. Hierdurch dürfte die Blattbreite rein mechanisch vergrössert worden sein, und diese Verbreiterung hat, wie aus Abb. 48 hervorgeht, einen wesentlichen Anteil an dem Rückgang der relativen Blattlänge. Dagegen dürfte das durch Nahrungsmangel bedingte Stehenbleiben der Blätter auf einem anormal frühen Stadium (S. 146) die Hauptursache der entsprechenden Erscheinung in 4 und 5 m Tiefe sein. Namentlich in dem letztgenannten Niveau beruht die anfängliche Zunahme der relativen Länge der Blätter grossenteils auf einer sofort einsetzenden Verkleinerung der Blattbreite. Hierauf werden Zwergblätter mit verminderter relativer Länge ausgebildet, was dadurch bedingt ist, dass die Blattlänge rascher sinkt als die Blattbreite. — In 5 m Tiefe war die Wassertemperatur in einigen Fällen während des Sommers ein paar Grad niedriger als in den oberflächlicheren Schichten (Åberg & Rodhe 1942 *p.* 108), doch ist kaum anzunehmen, dass dieser Umstand die Formbildung der Rosetten merklich beeinflusst hat.

Ein Vergleich von Abb. 48 und 49 zeigt, dass die *Str*-Rosetten auch im Sommer 1938 Blätter mit bedeutend geringerer relativer Länge bildeten als die *Fi*-Rosetten. Besonders augenfällig ist dies in 1 und 2 m Tiefe. Bei 3 m Tiefe erreicht die Kurve der *Str*-Rosetten ein ziemlich stabiles Niveau, welches mit dem Maximalwert der entsprechenden *Fi*-Kurve zusammenfällt; die absoluten Dimensionen der *Str*-Blätter sind jedoch wesentlich grösser. In 4 m Tiefe findet man wieder eine Tendenz zu Ausbildung von Blättern mit abnehmender relativer Länge in der zweiten Hälfte der Umpflanzungsperiode. Teilweise kann dies mit suboptimaler Kohlehydratmenge in Verbindung gebracht werden, aber auch eine rein mechanische Vergrösserung der Blattbreite infolge Zusammendrückung der Lakunen scheint hierzu beizutragen.

Die verschiedene Reaktion der *Fi*- und *Str*-Rosetten in demselben Milieu kann wenigstens teilweise auf einer Nachwirkung des Ausgangsmilieus beruhen. Ihr Vorrat an Reservestoffen und ihre chemische Beschaffenheit im übrigen sind sicher anfangs wesentlich verschieden. Ferner sind die meisten der Blätter, die sich während der Versuchsperiode entwickeln, schon bei dem Ausgangsmaterial in Form embryonaler Anlagen

Luftkanäle sind an dem 4.—8. Blatt (basipetal gerechnet) am stärksten zusammengedrückt.

Str, 5 m: Tiefe 530—500 cm. Nur 1 Rosette überlebte: 5 Blätter mit einer rel. Länge von 13—15, der Vegetationspunkt war tot.

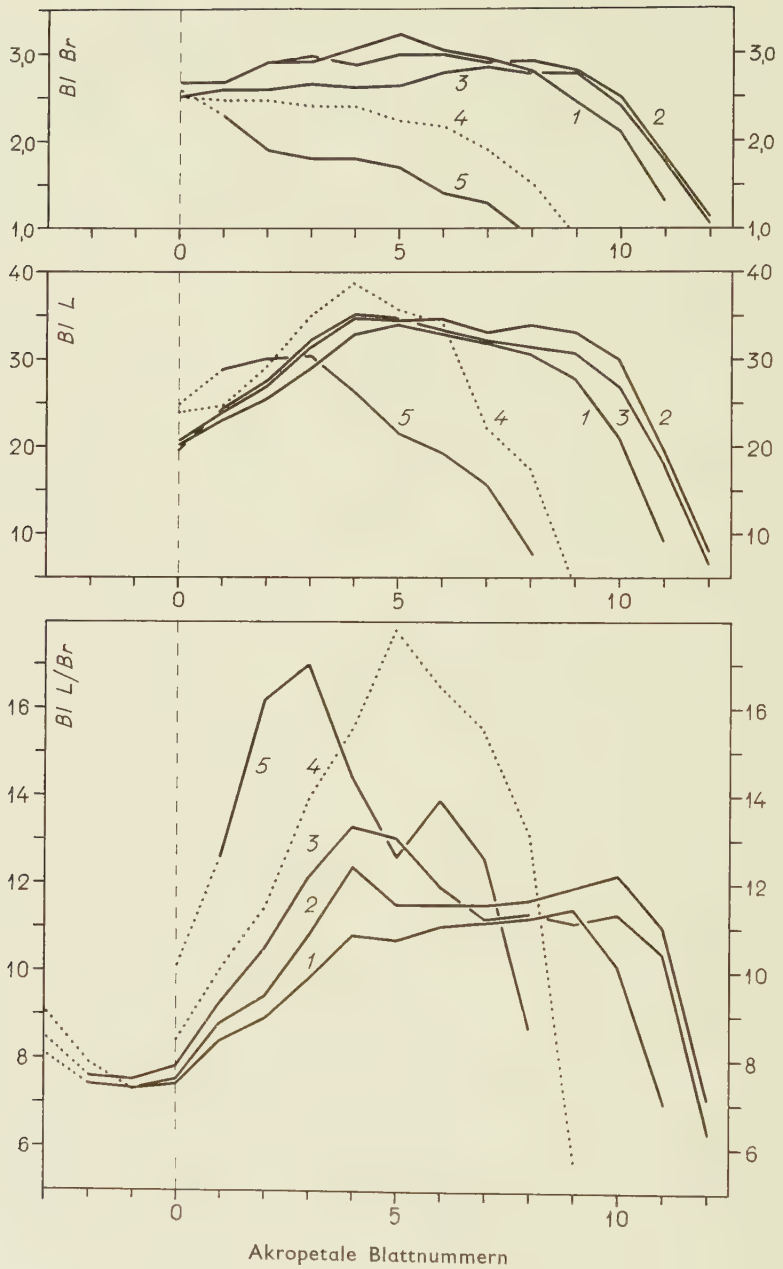


Abb. 48. Die Veränderung der Blattdimensionen bei *Fi*-Rosetten, die vom 13.6. bis zum 24.8.1938 in verschiedener Tiefe im Stråken gezüchtet wurden. Vgl. Tab. 30.

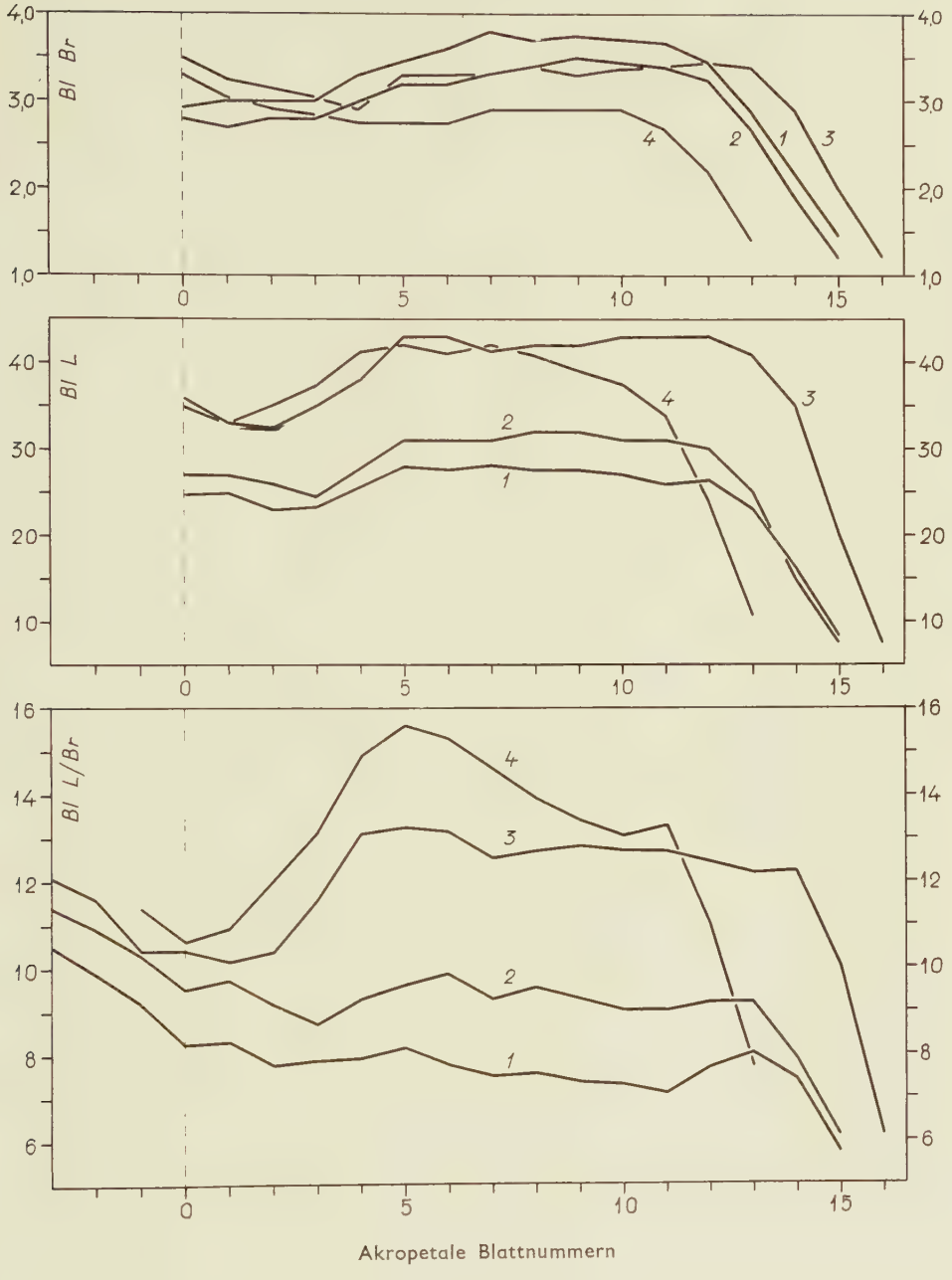


Abb. 49. Die Veränderung der Blattdimensionen bei *Str*-Rosetten, die vom 13.6. bis zum 24.8.1938 in verschiedener Tiefe im Stråken gezüchtet wurden. Vgl. Tab. 30.

Tab. 31. Messungen von *Fi*- und *Str*-Rosetten, welche in der Zeit vom August 1938 bis zum 23.10.1939 im selben Milieu gezüchtet wurden. Die Blattdimensionen sind für die ganze Blattserie in akropetaler Reihenfolge angegeben.

	N	*H*	*W*	*BlZ*	*Al*	*Ad*
Fi	12	12	30	8,9+6,8	5,6	1,17
Str	12	14	30	10,6+6,7	6,5	1,37

Bl L	*Fi*	16,6	16,8	17,6	17,3	17,1	16,6	14,7	12,5	9,6	5,8
	Str	17,0	17,1	17,7	17,7	17,2	16,1	14,7	13,2	9,9	6,5
Bl Br	*Fi*	2,00	2,01	1,97	1,98	1,97	1,94	1,84	1,73	1,47	1,08
	Str	2,30	2,22	2,23	2,20	2,19	2,08	2,06	1,91	1,58	1,22
Bl L/Br	*Fi*	8,3	8,3	8,9	8,7	8,7	8,5	8,0	7,2	6,5	5,3
	Str	7,4	7,7	7,9	8,0	7,8	7,7	7,1	6,8	6,3	5,3

vorhanden, und deshalb kann man annehmen, dass ihre Eigenschaften bis zu gewissem Grade durch das alte Milieu determiniert sind. Lehrreich sind in dieser Beziehung NORDHAUSENS (1903) Erfahrungen, dass der Schatten- und Sonnenblattcharakter von Buchenblättern usw. zu einem wesentlichen Teil bereits in der Knospe bestimmt ist. Im vorliegenden Falle wäre es eventuell denkbar, dass die Blattbreite im embryonalen Stadium stärker determiniert ist als die Blattlänge, wodurch es sich teilweise erklären liesse, dass die neuentwickelten Blätter der kleinwüchsigen *Fi*-Rosetten relativ länger sind als die der *Str*-Rosetten.

Eine Schwierigkeit bei Deutung der Unterschiede als Nachwirkungen bereitet indes das relativ konstante Niveau der Blattdimensionen, welches in 1 und 2 m Tiefe sowohl von den *Fi*- als von den *Str*-Rosetten erreicht wird; denn man sollte erwarten, dass die Stärke derartiger Nachwirkungen mit fallendem Alter der Blattanlage zur Zeit der Umpflanzung abnähme. Tatsächlich zeigen ja auch die ersten Teile der Kurven ein solches Abklingen der Eigenschaften des Ausgangsmaterials, aber das Vorhandensein anderer, persistenterer Nachwirkungen ist damit nicht ausgeschlossen.

Die Möglichkeit genetischer Unterschiede zwischen den *Fi*- und *Str*-Populationen lässt sich natürlich ebenfalls nicht von der Hand weisen, aber

eine sichere Feststellung von solchen würde umfassendere und längere Kulturversuche erfordern, als ich sie ausführen konnte. Eine etwa einjährige Kultur von Rosetten, die Ende August 1938 gesammelt wurden, zeigt, dass die Unterschiede ziemlich zähe fortbestehen können. Die Rosetten wurden in Aquarien mit Sand und Wasser aus dem Siggeforasjön gezüchtet (vgl. S. 133), die in eine erwärmte Gewächshausabteilung gestellt wurden. Während der dunklen Jahreszeit fand zusätzliche elektrische Beleuchtung statt. In den Aquarien entwickelte sich reichlicher Algenbelag, der das Wachstum der Rosetten hemmte, so dass sie klein blieben und nur wenige Blätter bekamen. Eine Messung am 23.10.1939 (Tab. 31) ergab, dass die Blattlänge in den beiden Fällen so gut wie gleich war, während die Breite der *Str*-Blätter um etwa 10 % grösser und deren relative Länge aus diesem Grunde kleiner war. Nach weiterer einjähriger Kultur waren nur noch einige Zwergrosetten mit 4—5 Blättern vorhanden, weshalb der Versuch ohne weitere Messungen abgebrochen wurde. — Bei Versüchen mit Samenkulturen wurden nur Keimpflanzen mit geringer Blattzahl erhalten, welche bald von der Algenvegetation erstickt wurden, obgleich diese hin und wieder, so gut es möglich war, entfernt wurde.

Im Stråken wurden einige Parallelzüchtungen auf Sand und auf Dygyttja vorgenommen. Als Ausgangsmaterial dienten *Fi*-Rosetten, und die Kulturen wurden in 1 m Tiefe ausgesetzt. Die Resultate sind aus Tab. 27—30 und Abb. 50 ersichtlich, wo die Veränderungen der relativen Blattlänge veranschaulicht sind. Im Sommer 1936 hatte offenbar das Ausgangsmaterial der Gyttjakultur (*G*) zufällig einen etwas niedrigeren Mittelwert als das der Sandkultur (*S*). Die *G*-Kurve steigt jedoch rascher an und erreicht schliesslich ein merklich höheres Niveau als die *S*-Kurve. Die Versuche des Jahres 1938 zeigen ein völlig gleichartiges Bild, während die Differenz 1937 grösser war. Dieselbe geht in sämtlichen Fällen mit einer Zunahme sowohl der Blattlänge als der Blattbreite einher, welche gleichfalls 1937 am ausgeprägtesten war. — Bei Erklärung dieser Verhältnisse liegt es nahe, an die oben (S. 78) erwähnten Beobachtungen über die Tendenz zur Ausbildung kleinzelliger, „xeromorpher" Strukturen bei Nährsalzmangel anzuknüpfen. In Gyttja werden sicher für die *Lobelia*-Rosetten brauchbare N- und P-Verbindungen freigemacht, welche die Plasmasynthese stimulieren und dadurch die Kohlehydratmenge herabsetzen, die vermutlich im supraoptimalen Bereich liegt.

Von den Stråken-Experimenten gehen wir zu den Umpflanzungsversuchen über, die in Seen mit dunklerem, humusfarbigem Wasser stattfanden. Die Resultate vom **Lindhults Göl** sind in Tab. 32 und Abb. 51 dargestellt. Die zugänglichen Data über die Veränderungen der Wasserfarbe finden sich auf S. 97, und hinsichtlich des Wasserstandes seien folgende,

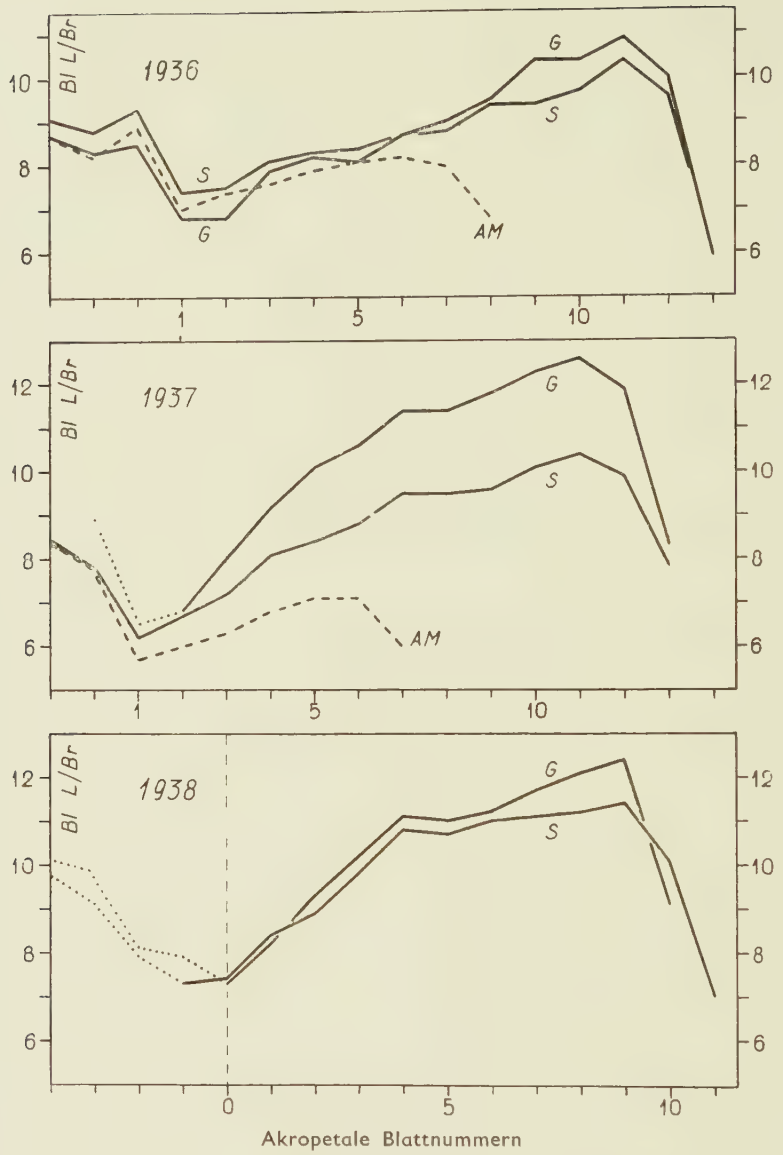


Abb. 50. Die Veränderung der relativen Blattlänge bei *Fi*-Rosetten, die auf Sand (*S*) oder Dygyttja (*G*) in 1 m Tiefe im Stråken gezüchtet wurden. Vgl. Tab. 27, 29 und 30.

auf eine im Niveau der Flechtenlinie eingeschnittene Marke bezogene Beobachtungen angeführt:

1934, 10.7: —30, 1.8: —32, *1936*, 29.6: —28, 31.7: —19, 11.8: —20, *1937*, 18.6: —21, 29.7: —28, 15.8: —29, *1938*, 3.8: —12 cm.

Tab. 32. Umpflanzungsversuche mit *Fi*-Rosetten in Lindhults Göl, 29.6.–31.7.1936 (32 Tage), bzw. 18.6.—15.8.1937 (58 Tage). Das Ausgangsmaterial wurde am 27.6.1936 (Tab. 24 : 2) bzw. am 16.6.1937 (vgl. Tab. 24 : 4) eingesammelt. Die Kulturen wurden bei den Felsen im Nordosten ausgesetzt. Bezeichnungen wie in Tab. 27.

	M	*N*	*H*	*W*	*BlZ*	*Al*	*Ad*	4. Blatt		3. Blatt		2. Blatt	
								L	*Br*	*L*	*Br*	*L*	*Br*
1936	0,5	10	30	34	12,5+5,4	9,0	1,48	27,8	2,53	29,9	2,51	29,4	2,20
	1,0	8	44	39	12,4+5,8	9,1	1,68	33,0	2,49	37,5	2,43	33,5	2,10
1937	0,5	10	25	44	13,8+4,2	8,0	1,59	29,1	2,75	30,2	2,71	29,4	2,51
	0,8	10	32	40	13,5+4,3	7,9	1,46	33,8	2,72	33,9	2,62	30,5	2,39

Bemerkungen:

1936, 0,5 m: Tiefe 50—59 cm.

» 1,0 m: Die Kultur wurde bei einem Felsen im Nordosten ausgesetzt, wobei die Tiefe über deren innerem Teil mit 0,85 cm gemessen wurde. Sie kam jedoch schief zu stehen, denn die Rosetten waren bei der Aufnahme ca. 45° gegen das Substrat geneigt (die 4 äussersten tot), und die durchschnittliche Tiefe muss deshalb mit 1,0 m angenommen werden.

1937, 0,5 m: Tiefe 50—42 cm. Blattbasen und blosse Teile der Wurzeln grün.

» 0,8 m: Tiefe 77—69 cm. Wie 0,5 m.

Hinsichtlich des Ausgangsmaterials und des Zeitpunkts der Umpflanzung sind die Versuche mit den in denselben Jahren im Stråken ausgeführten vergleichbar, und der Kurvenverlauf in Abb. 51 zeigt auch gewisse mit Abb. 41 und 46 gemeinsame Züge. Im Sommer 1936 divergieren nämlich die Kurven erheblich erst vom 5. Frühjahrsblatt an, und infolge der kurzen Versuchszeit steigt die relative Blattlänge in der ganzen Serie der nach dem Umpflanzen ausgewachsenen Blätter (von den in Streckung befindlichen, jüngsten Blättern sehen wir natürlich ab), d. h. die Anpassung an das neue Milieu ist nicht vollständig. Im Sommer 1937 erfolgte die Umpflanzung früher, und die Versuchszeit war fast doppelt so lang. Die ersten Frühjahrsblätter weisen im Zusammenhang hiermit stärkere Reaktion auf als 1936, die Anzahl neuausgewachsener Blätter ist grösser, und eine Tendenz zu Abflachung im späteren Teil der Kurven ist ziemlich deutlich erkennbar.

Um die morphologischen Reaktionen im Lindhults Göl und im Stråken weiterhin vergleichen zu können, müssen wir die ungefähre Lichtstärke in den verschiedenen Milieus kennen. Beim Straken können wir dabei von Tab. 17 ausgehen, die einen innerhalb ziemlich enger Grenzen

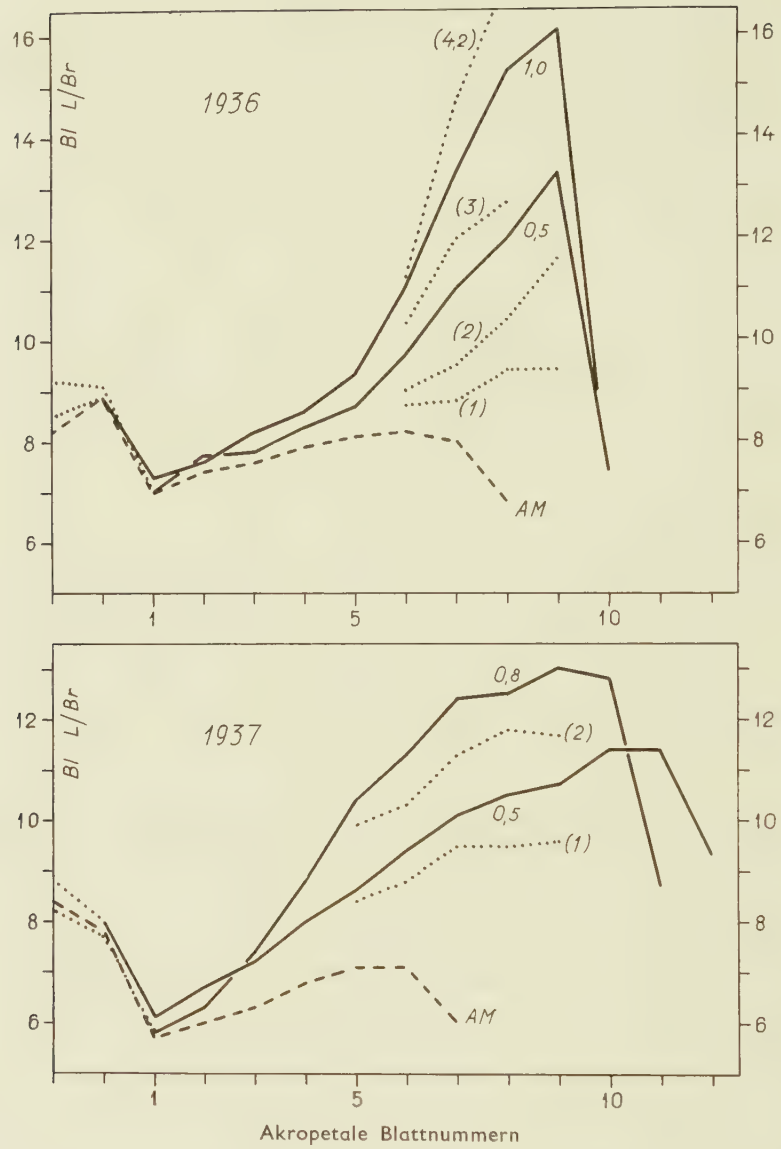


Abb. 51. Die Veränderung der relativen Blattlänge bei *Fi*-Rosetten, die in verschiedener Tiefe in den Lindhults Göl verpflanzt wurden. Vgl. Tab. 32. Die punktierten Linien geben den entsprechenden Verlauf im Stråken an.

variierenden Lichtgradienten in den Sommern 1936 und 1937 zeigt. Für den Lindhults Göl liegen keine direkten Messungen vor, und wir berechnen deshalb die wahrscheinliche Lichtstärke mit Hilfe der auf S. 98 angege-

Tab. 33. Die wahrscheinliche Lichtstärke in verschiedenen Tiefenniveaus in Lindhults Göl im Sommer 1936 und 1937. Vgl. Text.

	M	I_b	I_{gr}	I_{hr}	E
1936	0,55	2,5	18	33	18 (14)
	1,0	0,1	4,9	14,2	6,4 (4,4)
1937	0,46	6,4	28	43	26 (23)
	0,73	1,4	13,6	27	14,0 (13,6)

benen Formeln. Die Farbe mag dabei für den Sommer 1936 auf 111 lmg Pt angesetzt werden, und die Durchschnittstiefe der Kulturen auf 0,55 bzw. 1,0 m; für den Sommer 1937 benutzen wir die Ziffern 98 lmg Pt sowie 0,46 bzw. 0,73 cm. Das Resultat ist aus Tab. 33 ersichtlich. Daselbst sind auch in Klammern die E-Werte angegeben, die sich beim Ausgehen teils von einer vorläufigen η-Messung am 31.7.1936, teils von einer η-Messung am 3.8.1938 bei 92 lmg Pt ergaben (Åberg & Rodhe 1942 *p.* 66), welche auf die Verhältnisse im Sommer 1937 angewandt wurde. Die *in vitro* bestimmten Extinktionskoeffizienten (η) liegen, wie zu erwarten, etwas höher als die entsprechenden ε-Werte (*l. c. p.* 63), was die Differenzen der E-Werte erklärt. Für das Jahr 1937 sind diese klein, da der Berechnung von ε ein höherer Farbenwert zugrunde gelegt wurde als der bei der η-Messung festgestellte.

Um den Vergleich zu erleichtern, sind Teile der im Stråken erhaltenen Kurven als punktierte Linien in Abb. 51 eingezeichnet. Im Sommer 1936 liegt die 0.5 m-Kurve für den Lindhults Göl erheblich über der 2 m-Kurve für den Stråken, während man auf Grund der Lichtstärke einen Verlauf etwas unter dieser Stråken-Kurve erwarten sollte, und für die 1,0 m-Kurve gilt Entsprechendes. Für den Sommer 1937 müssten die beiden im Lindhults Göl festgestellten Kurven, nach der Lichtstärke zu urteilen, zwischen der 1 m- und der 2 m-Kurve des Stråken liegen, und auch dieser Versuch scheint also für das Vorhandensein eines interferierenden Faktors zu sprechen, welcher die relative Blattlänge im Lindhults Göl erhöht. Eine Möglichkeit, die konstatierte Verschiebung auf die unbedeutenden Differenzen in der Qualität des Lichtes zurückzuführen, besteht nämlich nicht (S. 44). Es liegt nahe, den oder die interferierenden Faktoren in einer Variation der chemischen Wasserbeschaffenheit und speziell in Änderungen zu suchen, die mit der Wasserfarbe in Zusammenhang stehen.

Im **Skärshultsjön** wurden einige Kulturen von *Fi*-Rosetten im Sommer

Tab. 34. Umpflanzungsversuche mit *Fi*-Rosetten in Skärshultsjön, 15.6.—18.8.1938 (64 Tage). Das Ausgangsmaterial wurde am 14.6. eingesammelt (vgl. Tab. 24 : 6). Die Kulturen wurden am westlichen Strande gegenüber der grössten Tiefe ausgesetzt. Der Pegelwert betrug am Beginn der Versuches 62 cm, an dessen Ende 49 cm. Bezeichnungen wie in Tab. 30.

M	*N*	*H*	*W*	*BlZ*	*NBl*	*Al*	*Ad*	4. Blatt		3. Blatt		2. Blatt	
								L	*Br*	*L*	*Br*	*L*	*Br*
1,0	10	41	44	12,3+5,7	8,6	8,3	1,34	42,2	2,67	38,7	2,52	24,4	1,82
2,5	10	57	26	9,3+4,9	7,8	7,0	1,34	50,9	2,48	53,3	2,09	48,5	1,72

Bemerkungen:

1,0 m: Tiefe 100—87 cm. Bei Aufnahme der Kultur war der Sand mit einer ca. 5 mm dicken Sedimentschicht bedeckt. Die Rosetten waren frisch grün. Keine Rostfärbungen.

2,5 m: Tiefe 254—241 cm. 10 mm dicke Sedimentschicht. Die Blattbasen sind bleich und ebenso wie die Wurzeln von Rost gefärbt. Die jüngsten Blätter sind oft bis zu ihrer halben Länge bleich. Am Ende des Versuches lebten alle Rosetten. Die Kultur stand ausserhalb der Grenze der natürlichen Vegetation.

3,0 m: Am Ende des Versuches waren alle Rosetten tot.

1938 ausgesetzt (Tab. 34, Abb. 52). Die Lichtstärke hatte sicher eine steigende Tendenz, denn die Wasserfarbe nahm im Verlauf des Versuchs von 62 auf 42 lmg Pt ab. Die Entfärbung schritt anfangs nur langsam fort (Åberg & Rodhe 1942 *p.* 124), und wir können annehmen, dass die in Tab. 17 wiedergegebenen, bei 63—66 lmg Pt gemessenen *I*-Werte nahe der unteren Grenze der im ersten Teil des Versuchs herrschenden Lichtverhältnisse liegen. Im Stråken war die Farbe während dieser Periode so gut wie konstant, und die *I*-Werte vom 16.7.1938 sind also repräsentativ. Trotz eines *E*-Wertes, der 16 wenig übersteigt, liegt die 1 m-Kurve für den Skärshultsjön höher als die 3 m-Kurve für den Stråken ($E = 12$), und dabei ist zu beachten, dass die Verpflanzung in den Skärshultsjön ein paar Tage später erfolgte, was eigentlich senkend auf den ersten Teil der Kurve wirken müsste. Bei 2,5 m Tiefe (*E* etwas über 2,2) ist die Neigung im ersten Teil der Kurve nicht aussergewöhnlich steil, aber die relative Blattlänge erreicht doch Werte, welche die im Stråken erhaltenen Höchstwerte weit übersteigen. Die Resultate vom Skärshultsjön scheinen deshalb die Wahrscheinlichkeit der obigen Annahme zu erhöhen, dass andere Umweltfaktoren als das Licht die morphologische Reaktion der *Lobelia*-Rosetten bei Verpflanzung in dunkelfarbige Seen verstärken. — Die epilimnische Temperatur im Skärshultsjön und im Stråken variiert im wesentlichen parallel.

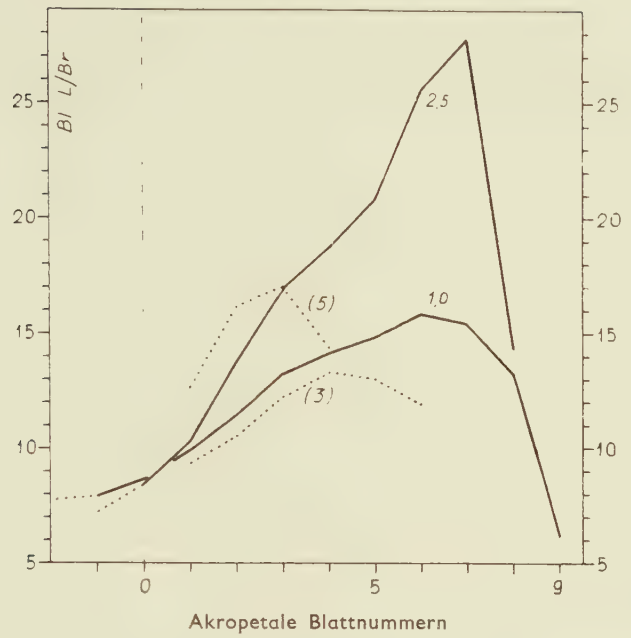


Abb. 52. Die Veränderung der relativen Blattlänge bei *Fi*-Rosetten, die vom 15.6. bis zum 18.8.1938 in verschiedener Tiefe im Skärshultsjön gezüchtet wurden. Vgl. Tab. 34. Die punktierten Linien geben den entsprechenden Verlauf im Stråken an.

und eine erhebliche Differenz zwischen den Tiefen, in denen die Kulturen ausgesetzt wurden, bestand nicht.

Zum Schluss sind noch die Umpflanzungsversuche zu besprechen, die in Seen mit hellerem Wasser als dem des Stråken ausgeführt wurden. Ein gemeinsamer Zug, der die Behandlung des Materials erschwert, ist das relativ unbedeutende Wachstum der Rosetten und das rasche Absterben der basalen Blätter trotz guter Lichtverhältnisse. Die Resultate vom **Fiolen** sind in Tab. 35 und Abb. 53—56 wiedergegeben. In sämtlichen Sommern wurden Kulturen in einer Mindesttiefe von 3 m ausgesetzt, und in allen Fällen vergriffen sich Unbefugte an diesen Kulturen: im Sommer 1936 wurde die Kultur in geringere (2,6 m), im Sommer 1937 in grössere Tiefe (4,1 m) verbracht, und wenigstens im letzteren Fall reagierten die Rosetten auf die Veränderung (Abb. 53). Die relative Blattlänge beträgt in 3 m Tiefe etwa 7—8. Die Lichtstärke ist in dieser Tiefe erheblich geringer als in 1 m Tiefe im Stråken, und man hätte deshalb Werte zwischen 10 und 12 erwarten sollen. Zur Erklärung des Unterschiedes müssen wir wieder auf die hypothetischen, mit der Wasserfarbe variierenden chemischen Faktoren hinweisen. Eine beitragende Ursache ist sicher auch das gestörte

Tab. 35. Umpflanzungsversuche mit *Fi*- und *Str*-Rosetten im Fiolen, 30.6.—9.8.1936 (40 Tage), 16.6.—12.8.1937 (57 Tage) bzw. 17.6.—21.8. 1938 (65 Tage). Pegelwert am Anfang und Ende der Versuche, 1936: 92—93, 1937: 87—76, 1938: 82—69 cm. Das Ausgangsmaterial der *Fi*-Rosetten wurde am 30.6.1936, 16.6.1937 bzw. 14.6.1938 (vgl. Tab. 24 : 2, 4 bzw. 6), das der *Str*-Rosetten am 13.6.1938 (Tab. 24 : 12) eingesammelt. Sämtliche Kulturen wurden südöstlich von Skogön ausgesetzt. Bezeichnungen wie in Tab. 30.

		M	*N*	*H*	*W*	*BlZ*	*Al*	*Ad*	5. Blatt		4. Blatt		3. Blatt	
									L	*Br*	*L*	*Br*	*L*	*Br*
Fi	1936	3	10	16	26	6,3+2,1	4,7	1,04	20,1	2,43	17,6	2,20	16,1	2,12
		5	6	25	25	8,0+2,8	3,8	1,22	—	—	24,6	2,32	26,6	2,02
	1937	3	3	13	28	9,0+1,3	3,8	1,43	14,7	2,20	15,7	2,33	14,3	1,88
		5	3	26	19	5,3+2,0	3,5	1,47	21,5	1,85	23,7	1,80	14,5	1,10
	1938	3	6	15	28	10,0+2,8	5,0	1,48	16,7	2,15	15,7	2,15	13,0	1,78
		4	10	23	41	12,1+2,6	6,2	1,33	23,9	2,43	22,7	2,47	22,0	2,39
		5	2	35	36	10,0+2,5	6,3	1,30	30,0	1,70	25,5	1,65	19,5	1,45
Str		3	10	25	61	18,9+7,3	14,1	2,42	23,1	3,15	22,6	3,08	21,4	2,90

Bemerkungen:

1936, 3 m: Die Kultur wurde in 3,0 m Tiefe ausgesetzt, stand aber beim Abschluss des Versuches in 2,6 m Tiefe; da ferner das Substrat teilweise weggespült war, muss sie offenbar von einer unbefugten Person aufgenommen und wieder hinabgesenkt worden sein. Die entblössten Wurzeln waren grün.

» 5 m: Am Ende des Versuches waren nur 6 Rosetten mit wenigen Blättern übrig. Die Blätter sitzen auf dem nahezu flachen, oberen Ende der Sprossachse. Die Luftkanäle sind zusammengedrückt.

1937, 3 m: Die Kultur wurde in 3,0 m Tiefe ausgesetzt. Am Ende des Versuches ergab es sich, dass sie von Unbefugten in eine Tiefe von 4,1 m versetzt worden war, wobei der Sand zu einem grossen Teil weggespült und der Schwimmer submergiert wurde. Die Kultur wurde erst am 18.8.1937 wiedergefunden. Nur 3 Rosetten mit zum Grossteil entblössten, grünen Wurzeln waren übrig. Die Blattkanäle waren bei einem Teil der Blätter zusammengedrückt.

» 5 m: Tiefe 515—505 cm. Nur 3 Rosetten am Leben, jede von ihnen hat 1—3 kurze Wurzeln. Die Blätter bis zur Basis grün.

» 6 m: Am Ende des Versuches waren alle Rosetten tot.

1938, 3 m: Der Schwimmer war zerbrochen, Sand und Rosetten teilweise weggespült. Die Wurzeln waren zu einem grossen Teil entblösst und grün. *NBl* = 7,0. *L*/*Br* der auf das ringgemerkte Blatt folgenden Blätter: 18,4/2,34 17,3/2,22 16,7/2,15 15,7/2,15 13,0/1,78 11,7/1,65 5,4/1,00 mm.

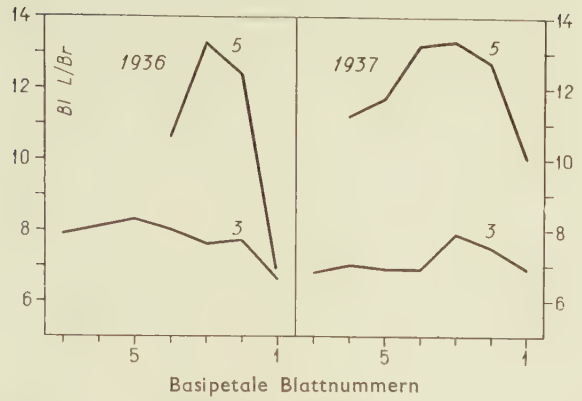


Abb. 53. Die Veränderung der relativen Blattlänge bei *Fi*-Rosetten, die in verschiedener Tiefe in den Fiolen verpflanzt wurden. Vgl. Tab. 35.

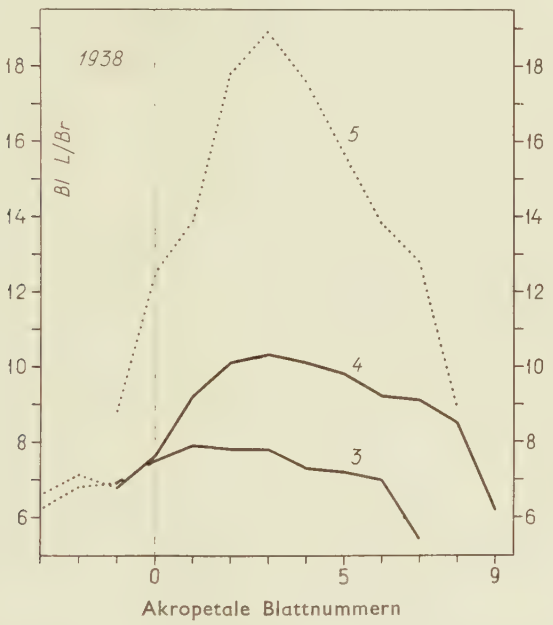


Abb. 54. Die Veränderung der relativen Blattlänge bei *Fi*-Rosetten, die i. J. 1938 in verschiedener Tiefe in den Fiolen verpflanzt wurden. Vgl. Tab. 35.

1938, 4 m: Sämtliche Rosetten lebten am Ende des Versuches. Die Blätter waren bis zur Basis grün und hatten oft zusammengedrückte Luftkanäle. *NBl* = 8,9.

» 5 m: Nur 2 Rosetten waren am Leben.

» 6 m: Alle Rosetten waren tot.

1938, 3 m, *Str*-Rosetten: Alle Rosetten waren am Leben. Die Blätter bis zur Basis grün. *NBl* = 10,4.

» 5 m, *Str*-Rosetten: Alle Rosetten waren am Ende des Versuches tot.

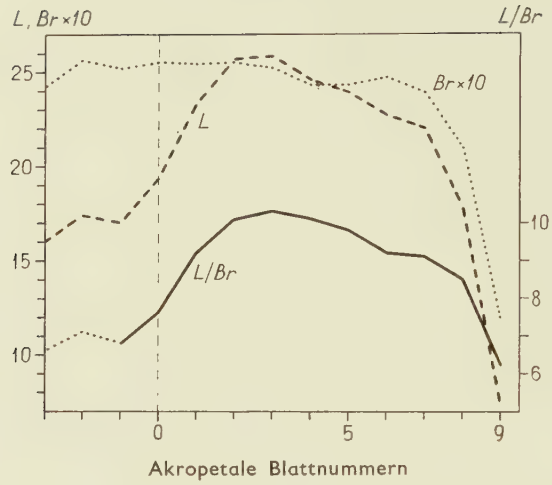


Abb. 55. Die Veränderung der Blattdimensionen bei *Fi*-Rosetten, die i. J. 1938 in 4 m Tiefe in den Fiolen verpflanzt wurden. Vgl. Tab. 35.

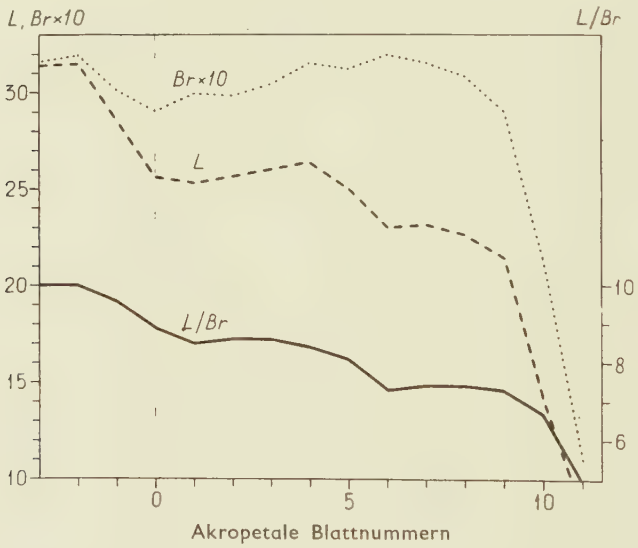


Abb. 56. Die Veränderung der Blattdimensionen bei *Str*-Rosetten, die i. J. 1938 in 3 m Tiefe in den Fiolen verpflanzt wurden. Vgl. Tab. 35.

Wachstum der Rosetten, welches eine starke Verkleinerung der Blätter herbeiführte, die kaum lichtbedingt sein kann. Im Sommer 1938 bildeten die in 3 m Tiefe ausgesetzten Rosetten nur 7 Blätter nach dem beringten (gegen 10—12 in 1—3 m Tiefe im Stråken), und die Grösse dieser Blätter

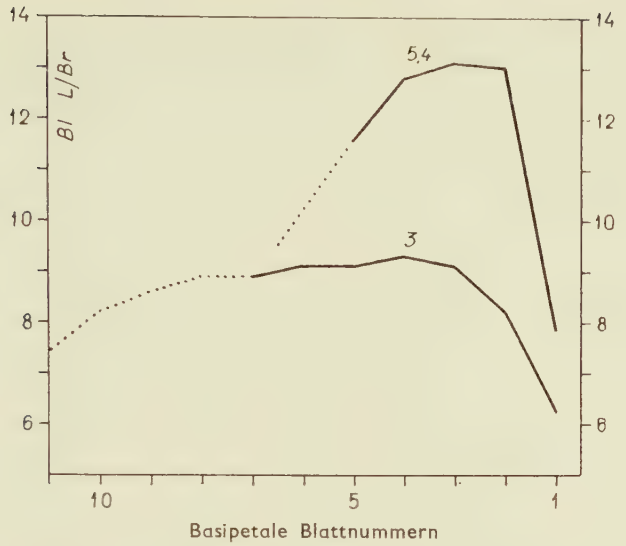


Abb. 57. Die Veränderung der relativen Blattlänge bei *Fi*-Rosetten, die in 3 bzw. 5,4 m Tiefe in den Skären verpflanzt wurden. Vgl. Tab. 36.

nahm kontinuierlich ab (vgl. Tab. 35, Bem.). Die Kultur in 4 m Tiefe zeigte etwas besseres Wachstum; die relative Länge sinkt bei den auf Nr. 3 folgenden Blättern, hauptsächlich im Zusammenhang mit der Abnahme der absoluten Länge, während die Breite ziemlich unbedeutend abnimmt (Abb. 55). Die Lichtstärke ist hier wesentlich geringer als in 2 m Tiefe im Stråken und die relative Blattlänge also kleiner, als man aus diesem Grunde hätte erwarten sollen. Die für 5 m Tiefe erhaltenen Kurven sind ziemlich unsicher wegen der geringen Anzahl überlebender Rosetten. Die Lichtstärke ist etwa der in 3 m Tiefe im Stråken herrschenden vergleichbar, und die relative Blattlänge erreicht ein niedrigeres (1937), ungefähr dasselbe (1936) oder — wahrscheinlich nur infolge individueller Variation — ein höheres Niveau als dort (1938).

Eine Kultur von *Str*-Rosetten in 3 m Tiefe im Sommer 1938 (Abb. 56) zeigte eine viel raschere Entwicklung neuer Blätter als die entsprechende *Fi*-Kultur. Die relative Blattlänge nahm ziemlich langsam ab, erreichte aber bei den letzten Blättern ungefähr dieselbe Grösse wie bei den *Fi*-Rosetten, obgleich die absoluten Dimensionen der Blätter erheblich grösser waren. Im Vergleich mit der bei ungefähr demselben *E*-Wert wachsenden 2 m-Kultur im Stråken (Abb. 49) zeigen auch die *Str*-Rosetten verzögerte Blattentwicklung und herabgesetzte relative Blattlänge. Von einer Bildung unterernährter Zwergblätter kann man jedoch nicht sprechen, da die Blattbreite eher steigende Tendenz während der Versuchsperiode aufweist.

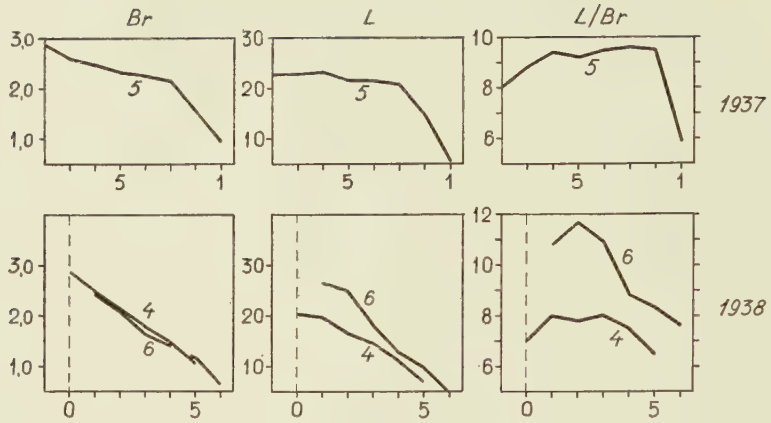


Abb. 58. Die Veränderung der Blattdimensionen bei *Fi*-Rosetten, die in verschiedener Tiefe in den Mycklaflon verpflanzt wurden. Basipetale (1937) oder akropetale (1938) Blattnummern. Vgl. Tab. 36.

Die Resultate vom **Skären** sind in Tab. 36 und Abb. 57 wiedergegeben. Die Kurve für 3—3,5 m Tiefe liegt trotz der etwas besseren Lichtverhältnisse höher als die entsprechende für den Fiolen, was vermutlich mit der weniger ausgesprochenen Tendenz der Blätter zu Verzwergung zusammenhängt. Die Lichtstärke in 5,4 m Tiefe im Sommer 1937 kann interpoliert werden auf:

$$I_b = 7{,}0;\ I_{gr} = 24;\ I_{hr} = 10{,}4;\ E = 14.$$

Sie würde also etwas grösser gewesen sein als die in 2 m Tiefe im Stråken, kann aber wegen der leider nicht gemessenen Beschattungswirkung des Schutznetzes geringer gewesen sein. Die Blattreaktion ist etwas stärker als bei der 2 m-Kultur im Stråken.

Im **Mycklaflon** wurden einige Umpflanzungsversuche in den Sommern 1937 und 1938 vorgenommen (Tab. 36, Abb. 58). Hinsichtlich der Lichtstärke gehen wir von den in Tab. 17 mitgeteilten Werten aus. In 5 m Tiefe war sie im Sommer 1937 etwas grösser als in 2 m Tiefe im Stråken, während die relative Länge der Blätter etwa mit der bei der 1 m-Kultur im Stråken erreichten vergleichbar ist. Die absoluten Dimensionen der Blätter sind jedoch wesentlich kleiner, und es scheint eine Tendenz zu fortschreitender Verzwergung zu bestehen. Ausgesprochener war diese Erscheinung bei den Rosetten, die im Sommer 1938 in 4 und 6 m Tiefe verpflanzt wurden. Die relative Blattlänge ist auch in diesem Jahr geringer als in äquivalenten Lichtniveaus im Stråken. Auffallend ist unter anderm, dass das Maximum bei der 6 m-Kultur schon bei Blatt Nr. 2 von dem beringten aus erreicht

Tab. 36. Umpflanzungsversuche mit *Fi*-Rosetten in drei Seen von sehr schwacher Wasserfarbe. Skären (Sk): 2.7.—8.8.1936 (37 Tage), bei einigen kleinen Inseln Asaryd; 19.6.—14.8.1937 (56 Tage), am Strande im Nordwesten. Mycklaflon (My): 6.7.—20.8.1937 (45 Tage), am Strande nordwestlich von Gummarp; 19.6.—14.8.1938 (56 Tage), an derselben Stelle. Vättern (Vä): 19.6.—14.8.1938 (56 Tage), am westlichen Strande, 10 km nördlich von Jönköping (Bucht bei St. Fiskebäck). Das Ausgangsmaterial wurde im Jahre 1936 am 30.6., im Jahre 1937 am 16.6. (Sk) bzw. am 30.6. (My) und im Jahre 1938 am 18.6. eingesammelt (vgl. Tab. 24). Bezeichnungen wie in Tab. 30.

	M	*N*	*H*	*W*	*BlZ*	*Al*	*Ad*	5. Blatt		4. Blatt		3. Blatt	
								L	*Br*	*L*	*Br*	*L*	*Br*
Sk 1936	3	9	21	36	10,3+5,3	7,6	1,55	22,6	2,50	22,9	2,43	19,9	2,20
Sk 1937	5,4	8	25	28	5,9+2,5	3,4	1,35	26,4	2,34	26,9	2,18	23,5	1,78
My 1937	5	10	19	32	7,8+3,6	4,8	1,35	21,5	2,32	21,4	2,25	20,8	2,16
My 1938	4	9	15	27	6,3+3,0	4,3	1,26	19,7	2,44	16,4	2,11	14,5	1,78
My 1938	6	3	24	18	6,0+5,7	5,3	1,53	25,0	2,13	18,0	1,63	12,7	1,40
Vä 1938	6	5	11	23	6,0+9,0	7,4	1,46	15,2	2,08	13,6	1,82	11,8	1,62

Bemerkungen:

Sk 1936, 3 m: Die Kultur wurde in 3,0 m Tiefe ausgesetzt, befand sich aber am Ende des Versuches in 3,5 m Tiefe. Der Sand war teilweise weggespült, die entblössten Teile der Wurzeln waren grün, die Blätter hellgrün und hie und da zerbissen (von Krebsen?), die älteren zusammengedrückt.

Sk 1936, 5,5 m: Die Rosetten waren am Ende des Versuches tot.

Sk 1937, 5,4 m: Die Rosetten wurden durch ein grobmaschiges Metallnetz geschützt. 9 Rosetten (1 hiervon zweiblättrig) mit ziemlich gut entwickelten Wurzelsystemen lebten am Ende des Versuches. Blätter bis zur Basis grün mit mehr oder weniger stark zusammengedrückten Luftkanälen.

Sk 1937, 10 m: Alle Rosetten waren am Ende des Versuches tot.

My 1937, 5 m: Die Kultur wurde in 4,5 m Tiefe ausgesetzt, befand sich aber am Ende des Versuches in 5,5 m Tiefe. Alle Rosetten waren am Leben. Die entblössten Teile der Wurzeln waren grün, die Blätter bis zur Basis hellgrün mit zusammengedrückten Luftkanälen.

My 1937, 9 m: Alle Rosetten waren am Ende des Versuches tot.

My 1938, 4 m: Am Ende des Versuches waren 9 Rosetten am Leben.

My 1938, 6 m: Am Ende des Versuches waren 3 Rosetten am Leben.

My 1938, 7 m und 8 m: Am Ende des Versuches waren alle Rosetten tot.

Vä 1938, 4 m: Ein Grossteil des Substrates und sämtliche Rosetten waren weggespült.

Vä 1938, 6 m: 5 kleine Rosetten waren übrig.

Vä 1938, 8 m: 1 lebende Rosette mit folgender Blattserie war übrig; *L/Br:* 17/2,6 (ringgemerkt), 14/2,2 17/1,9 13/1,6 8/1,2 9/1,0.

Vä 1938, 9 m: Am Ende des Versuches waren nur tote Rosettenbasen vorhanden.

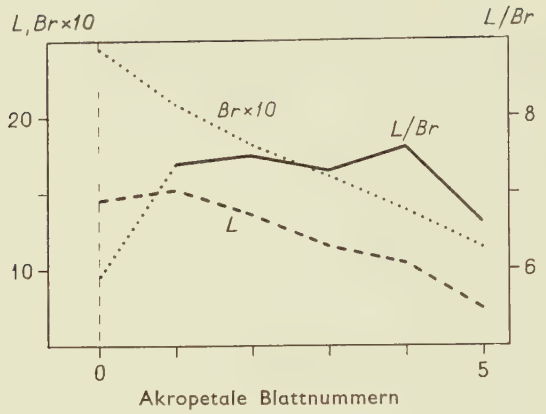


Abb. 59. Die Veränderung der Blattdimensionen bei *Fi*-Rosetten, die in 6 m Tiefe in den Vättern verpflanzt wurden. Vgl. Tab. 36.

wird, während dies bei der wahrscheinlich vergleichbaren 3 m-Kultur im Stråken erst bei Blatt Nr. 4 und 5 der Fall ist.

Im **Vättern** (Tab. 36, Abb. 59) waren alle Rosetten und ein grosser Teil des Sandes von einer in 4 m Tiefe ausgesetzten Kultur fortgespült worden, wahrscheinlich infolge der starken Wasserströmungen, mit denen bei starkem Wind in diesem grossen, regelmässig geformten See zu rechnen ist. In 6 m Tiefe waren nur noch 5 Zwergrosetten vorhanden, deren morphologische Reaktion in Abb. 59 wiedergegeben ist. Die Lichtstärke ist in dieser Tiefe ungefähr dieselbe wie in 4 m Tiefe im Mycklaflon, und der Reaktionstypus ist gleichartig. Der Zwergwuchs der Blätter ist jedoch noch ausgesprochener. In 8 m Tiefe war am Ende der Versuchszeit nur noch eine Zwergrosette vorhanden, in 9 m Tiefe bloss tote Rosettenbasen, und zwar trotz einer Lichtstärke, die, abgesehen von einer ziemlich starken Verschiebung nach kürzeren Wellenlängen, etwa mit der im Stråken in 3—3,5 m Tiefe vergleichbar ist.

Zusammenfassend können wir über die Versuche in den Seen mit schwacher Wasserfarbe (Fiolen, Skären, Mycklaflon, Vättern) sagen, dass das Wachstum der Rosetten trotz identischer Umpflanzungsmethodik und trotz guter Lichtstärke merklich schwächer war als in den meso- bis polyhumosen Seen. Die verschlechterten Wachstumsbedingungen äusserten sich in einem raschen Absterben der älteren Blätter und in einer verzögerten Entwicklung neuer Blätter, die ausserdem oft extrem niedrige absolute Dimensionen aufwiesen. Die in der Mehrzahl der Fälle ziemlich unbedeutende Verschiebung der Lichtqualität nach kürzeren Wellenlängen bewirkt sicher eine gewisse Herabsetzung des assimilatorischen Effekts des Lichtes, die aber nicht von solcher Grösse ist, dass sie als hinreichende Ur-

sache der Wachstumshemmung angeführt werden kann. Die Erfahrungen bei Exp. IV (S. 43) bieten auch keine Stütze für die Annahme, dass Qualitätseffekte die Ursache der genannten Erscheinungen waren.

Die epilimnische Temperatur im Fiolen schliesst sich ziemlich eng an den entsprechenden Wert im Stråken an, und das Durchschnittsniveau dürfte, nach zugänglichen Daten (Åberg & Rodhe 1942, Tab. 40—42) zu urteilen, höchstens um 1° tiefer liegen. Im Skären und Mycklaflon ist die epilimnische Durchschnittstemperatur wahrscheinlich gleichfalls etwas niedriger als im Stråken, und was den Vättern betrifft, muss der Unterschied erheblich sein. — Man kann annehmen, dass der Temperaturfaktor etwas zur Hemmung des Wachstums und zum Rückgang der Blattgrösse sowie der relativen Blattlänge in den schwach gefärbten Seen beigetragen hat, aber die Abweichungen ganz auf diesen Faktor zurückzuführen, erscheint nicht angängig. Namentlich der rasche Blattabfall und das vollständige Absterben der Rosetten bei relativ guter Lichtstärke lässt sich schwerlich mit der Annahme einer erheblichen temperaturbedingten Senkung der Geschwindigkeit des Stoffwechsels vereinbaren.

Wahrscheinlich müssen wir deshalb damit rechnen, dass die chemische Beschaffenheit des Wassers bei der Wachstumshemmung in den schwach gefärbten Seen mitwirkt. Leider ist die quantitative Kenntnis der Phytoplanktonproduktion in diesen Seen noch sehr unvollständig, und Leitfäden für die Behandlung des Problems sind also von diesem Gebiet nicht zu erhalten. Die vorliegenden Data über die Gesamtmenge N und P im Wasser (Åberg & Rodhe 1942 *p.* 173) lassen keinen starken Unterschied gegenüber dem in Stråken herrschenden Niveau erkennen, können aber in Ermanglung einer biologischen Analyse nicht als sichere Indikatoren für die physiologisch zugängliche Nährstoffmenge angesehen werden (*l. c. p.* 239). Ein Umstand, der von Bedeutung sein kann, ist der mit der Wasserfarbe sinkende Gehalt an CO_2 (*l. c. p.* 207). Natürlich können auch direkte Wirkungen der im Wasser gelösten organischen Stoffe in Frage kommen. Eventuell enthalten die dunkelfarbigen Torfextrakte, die in der Hauptsache die Wasserfarbe der oligoautotrophen Seen bedingen, Substanzen mit oligodynamischer Wirkung auf das Wachstum.

Eine nähere Untersuchung über den Anteil des Temperaturfaktors und der chemischen Faktoren an der Formbildung der *Lobelia*-Rosetten liegt jedoch ausserhalb des Rahmens dieser Arbeit, die von Anfang an ganz auf das Studium der Bedeutung des Lichtfaktors gerichtet war. Alle ökologische Formbildung ist natürlich letzten Endes komplex bedingt, und je besser wir die Bedeutung eines dominierenden Faktors verfolgen können, um so deutlicher wird auch der Anteil der übrigen Faktoren am Resultat hervortreten.

XII. Rückblick auf den ökologischen Teil.

Für das Studium der Rolle des Lichtfaktors bei der ökologischen Formbildung bieten die in der epilimnischen Wasserschicht der Seen vorkommenden submersen Rosettenpflanzen einen in vielen Beziehungen geeigneten Ausgangspunkt. Die übrigen Faktoren können nämlich, wenigstens in einem bestimmten See, als in der Hauptsache konstant betrachtet werden, während der Lichtfaktor einen regelmässigen Vertikalgradienten zeigt, der sich relativ leicht feststellen und mathematisch beschreiben lässt (Kap. VIII). Von Wichtigkeit sind jedoch die Störungen, die durch Variationen der Bodenbeschaffenheit und der soziologischen Verhältnisse hervorgerufen werden können. Auch bei Vergleichen zwischen den in verschiedenen Seen gefundenen Verhältnissen ist zu erwarten, dass die durch die wechselnde optische Beschaffenheit des Wassers bedingte Variation des Lichtfaktors eine wesentliche Rolle spielt; aber die Chemie und die Temperatur des Wassers sowie eventuelle genetische Unterschiede zwischen den verschiedenen Populationen erlangen hierbei erhöhte Bedeutung als störende Faktoren.

Einen Überblick über die herrschenden Verhältnisse erhielten wir durch Messungen von *Lobelia Dortmanna*-Rosetten aus verschiedenen Tiefen in einer Anzahl von Seen mit steigender Wasserfarbe (Kap. IX). Hierbei zeigte sich, dass die relative Blattlänge (*Bl L Br*) eine ziemlich regelmässige Zunahme mit der Wassertiefe erfuhr; und da diese Zunahme immer mehr hervortrat, je stärker die Wasserfarbe war, konnte sie mit grosser Wahrscheinlichkeit als durch sinkende Lichtstärke bedingt gedeutet werden. Parallel mit der Zunahme der relativen Blattlänge geht eine gewisse, wenn auch unregelmässige Zunahme der relativen Höhe der Rosetten (*H/W*), während eine Streckung der Rosettenachse nur unter sehr speziellen Umständen beobachtet wurde (S. 120). Die ökologische Formvariation konnte der bei experimenteller Variation des Lichtfaktors gefundenen gleichgestellt werden (S. 114, 118). Anatomisch entspricht der Zunahme der relativen Blattlänge unter anderm eine Vergrösserung der relativen Länge der Epidermiszellen, aber auch eine Vermehrung der Zellenzahl, besonders in longitudinaler Richtung (S. 117). — Gleichartige Verhältnisse wie bei *Lobelia* liegen bei *Isoëtes echinosporum* sowie wahrscheinlich auch bei *Isoëtes lacustre* vor.

Indes ist es nicht bloss die örtliche Variation der Umweltfaktoren, die sich in der Morphologie der *Lobelia*-Rosetten widerspiegelt. Bei näherem Studium der Blattserien ergab sich (Kap. X), dass dieselben eine Diskontinuitätsstelle enthalten, wo plötzlich kürzere und oft breitere Blätter

mit erheblich verminderter relativer Länge auftreten. Diese Diskontinuitätsstelle bezeichnet die Grenze zwischen zwei Vegetationsperioden und ist wahrscheinlich durch das Zusammenspiel des Licht- und des Temperaturfaktors bedingt: die kurzen und breiten Blätter bilden sich beim Wiederbeginn des Wachstums im Frühjahr, wo eine niedrige Wassertemperatur gleichzeitig mit einer relativ hohen Lichtstärke herrscht. Möglicherweise spricht die Tatsache, dass sich eine ungewöhnlich grosse Anzahl Blätter zu diesem Zeitpunkt im Wachstum befindet (vgl. die Kurven vom Stråken in Abb. 31 sowie die Umpflanzungsversuche 1937, S. 143) dafür, dass auch andere Umstände mitwirken. Ausser dem astronomisch bedingten Wechsel der täglichen Lichtmenge tritt eine zeitliche Variation der relativen Lichtstärke auf, die auf Veränderungen des Wasserstandes und der Wasserfarbe beruht und sich oft deutlich in der Rosettenmorphologie widerspiegelt. Am stärksten ist die Reaktion, wenn das Wasser in einem dunkelfarbigen See so erheblich sinkt, dass die Rosetten emers werden. Der Wechsel des Mediums als solcher hat hierbei nur einen unbedeutenden morphologischen Effekt, wenigstens wenn die Lichtstärke hoch und die Wassermenge im Substrat reichlich ist.

Ein genauerer Einblick in die Bedeutung des Lichtfaktors für die Gestaltung der Rosetten wurde jedoch erst durch experimentelle Methodik ermöglicht. Bei den in Kap. XI beschriebenen Umpflanzungsversuchen konnte das photomorphotische Moment quantitativ bestimmt werden, und dabei trat auch die Rolle der übrigen morphogenen Faktoren klarer hervor. Unter anderm ergab sich, dass die Formunterschiede in verschiedenen Seen vielleicht teilweise automorphotischer Natur, d. h. genetisch bedingt sind (S. 152). Ferner gelangten wir zu der Annahme von mit der Wasserfarbe steigenden chemischen Faktoren, welche die relative Längenentwicklung der Blätter und das Wachstum der Rosetten überhaupt begünstigen. Diese Annahme wirft auch Licht auf die in Abb. 22 hervortretende Tatsache, dass die maximal erreichte relative Blattlänge mit der Wasserfarbe steigt, obgleich die Probenentnahme in sämtlichen Fällen bis zu oder bis in die Nähe der sicher lichtbedingten Tiefengrenze für das Vorkommen der *Lobelia*-Rosetten vorgenommen wurde. Eine alternative Erklärung dieser Verhältnisse aus der Qualitätsvariation des Lichtes würde voraussetzen, dass die gewöhnliche Ansicht von dem starken Vorherrschen der Blau-Effekte bei der Photomorphose haltbar wäre, aber dies ist, wie sich aus dem physiologischen Teil ergeben hat, nicht der Fall. Es sei auch darauf hingewiesen, dass die stärkere Längenentwicklung der Blätter im Lindhults Göl und im Skärshultsjön (S. 157, 158) nicht von gesenkten I_b-Werten begleitet ist.

Was den physiologischen Mechanismus der beobachteten Lichtwir-

kungen betrifft, scheint alles dafür zu sprechen, dass das auf S. 91 skizzierte trophische Reaktionssystem die Hauptrolle spielt. Bei maximaler Lichtstärke würde also die Kohlehydratmenge erheblich über dem Optimum für die Grössenentwicklung der Blätter liegen. Die Streckung und möglicherweise auch die Teilung der Blattzellen ist gehemmt; die verzögerte Entwicklung neuer Blätter, die in den obersten Wasserschichten bei den Umpflanzungsversuchen im Stråken beobachtet wurde (Abb. 41, 46, 48, 49), kann eventuell mit einer osmotisch bedingten Plasmaentquellung in Zusammenhang gebracht werden. Sinkende Lichtstärke bewirkt anfangs gesteigerte Grössenentwicklung der Blätter, wobei die Länge proportional stärker zunimmt als die Breite, und dieselbe Wirkung kann durch verbesserte Nährsalzversorgung (Kultur auf Gyttja, S. 153) erreicht werden. Dagegen scheint niedrige Temperatur der relativen Längenentwicklung entgegenzuwirken (S. 42, 81, 129). Beim Sinken der Lichtstärke auf Werte, die unter den für die Weiterexistenz der Rosetten erforderlichen liegen, reagieren die Blätter anfangs mit einer sehr starken Zunahme der relativen Länge, wobei ein Rückgang der Blattbreite mitwirkt. Die Kohlehydratmenge sinkt jedoch bald auf stark suboptimale Werte, was zur Folge hat, dass die jüngsten Blätter den Charakter unterernährter Zwergblätter mit abnehmender relativer Länge bekommen (S. 146, 149).

Die aitiomorphotischen Einschläge in der Formbildung der Pflanzen können überhaupt als anschauliche und leicht messbare Indikatoren für die umweltbedingten Veränderungen ihrer Lebensprozesse betrachtet werden. Das Studium der Aitiomorphosen ist deshalb nicht bloss von wachstumsphysiologischem Interesse, sondern auch ein wichtiges Hilfsmittel für den Ökologen bei Erforschung des Lebens der Pflanzen in der Natur. Namentlich für das Studium der zeitlichen Variation der Milieufaktoren und ihrer ökologischen Rückwirkungen scheinen Beobachtungen über die Morphologie bei sukzessiv ausgebildeten Serien gleichwertiger Organe von grosser Bedeutung zu sein.

Summary.

Physiological and ecological studies on the photomorphosis of plants.

This paper on the formative effects of light on plants is divided into two parts. The first contains a physiological survey of the subject, whilst the second gives a quantitative analysis of the ecological form variation as related to the light factor.

I. Physiological studies.

An examination of photomorphotic phenomena (i. e. all formative effects correlated with the light factor) in the various parts of the vegetable kingdom (Chapt. II) shows that there are hardly any uniform trends. The only way to give a comprehensive formula is to state that light has a "stimulative" action on automorphotic processes, which are mainly regulated by genetical factors. From this point of view as well as from the teleological one valuable rules may be found for the behaviour of plants under different light conditions (Chapt. III). The ultimate aim, however, must be a causal analysis of the influence of light upon growth processes, and the first step in that direction is to distinguish clearly between different groups of photomorphotic phenomena, each with a common physiological basis.

With regard to the higher plants one may first distinguish between light effects upon embryonic growth and upon the elongation and expansion of the primordial organs. It is only these latter effects that are for the present to some extent accessible to a complete causal analysis. A further distinction between different photomorphotic processes must be based upon a quantitative knowledge of the relations between the light factor and the formative effects. A study of the effects of duration, intensity, periodicity and quality of light (Chapt. IV) may be summarized as follows:

1. In very short daily periods of light there is a distinct etiolative response, but the effect of a continued extension of the light duration by constant intensity becomes less and less marked.

2. This indicates that the formative effects are to some extent dependent on the light intensity as such. An experiment with varied light intensity but constant light quantity gave further evidence on this point.
3. The rate of development of new organs is remarkably independent of the production of matter when the variations in the latter are conditioned by extended light duration or varied light quality.
4. In continuous light of constant intensity the leaf dimensions are reduced. In the tomato plant the production of matter is diminished and pathological alterations appear on the leaf blades. It is suggested that these phenomena are connected with a disturbance of the natural rhythm of metabolism and growth.
5. Experiments with *Lobelia Dortmanna* in filtered daylight and with tomato, spinach and lettuce in light from mercury, sodium, and neon lamps showed no etiolative response in red and yellow light. Only in the first internode of *Pisum* there was a considerably stronger elongation in the absence of light of shorter wave-lengths.
6. The tomato plants had comparatively short internodes in sodium and neon light, and the leaf blades showed a marked epinastic growth. In mercury light of the same energy the internodes were longer and the leaf blades normally expanded. In combined sodium and mercury light tomato plants of completely normal growth and appearence can be obtained.
7. The infra-red rays of shorter wave-lengths that penetrate a layer of water 3 cm in thickness, probably have a favourable effect on the internode elongation in the tomato plant. They may also be active in decreasing the chlorophyll content of the leaves.

A critical examination of the data, usually referred to concerning a stated preponderance of the blue rays in the photomorphotic processes of higher plants shows that in most cases intensity effects may be responsible for the results. Though complete information on the morphological and histological responses to light quality under different degrees of intensity is not yet available it can be preliminarily assumed that there are at least three photomorphotic mechanisms with different spectral dependence:

1. When only the small quantity of light necessary to prevent the most pronounced etiolative response is given, the longer wave-lengths of the visible spectrum are the most effective ones.
2. In light of higher intensity there may occur a retardation of the stem elongation in seedlings, which is most pronounced in light of the shorter wave-lengths. This response is possibly related to the blastic influence

of blue light on fern prothallia or to the phototropic growth reactions. — Blue light may be necessary for the flat expansion of leaves as well.

3. As to the formative effects in moderate and high light intensities the principal rôle, however, is played by a mechanism related to the trophic influence of light on fern prothallia. The wave-length relations must naturally be presumed identical with those found for the carbon dioxide assimilation.

A discussion of the photophysiological reactions that may be considered particularly closely related to the photomorphotic phenomena (Chapt. V), may be briefly summarized as follows:

A. The photomorphotic effects (of low light quantities) are to a considerable extent strictly localized to the illuminated region, which indicates that they are primarily dependent on light effects upon the physico-chemical state of the protoplasm and the cell walls, and not on the formation of transportable substances. Photoeffects on permeability, viscosity, extensibility, electrical potentials etc. may be taken into consideration, but their importance can hardly be estimated very closely at present.

B. The question about the possible rôle of a primary action of light upon the auxin concentration is complicated by the different effects on formation, inactivation, and liberation of these substances, and must be left open. On the other hand there is ample evidence for the fact that light reduces the sensitivity of cells to auxin, or, in other words, that the effect of light upon their elongation is to a considerable extent conditioned by other factors than the auxin concentration.

C. One of these factors may be sought in the available quantity of carbohydrates. A very low quantity can, as a matter of course, limit the growth and the cell extension, but there are also reasons to suppose that, at least in the shoot, the quantity may exceed the optimum and cause a retardation of the elongation. The high carbohydrate quantity is accompanied by a high osmotical value, which causes a dehydration of the cell wall and a decrease in its plastic extensibility. The same result may also be consequent upon an accelerated deposition of cell-wall material. — The existence of this trophic mechanism is corroborated by the fact that the characteristic features of the modifications caused by high light intensity also result from other factors that favour the accumulation of carbohydrates, such as high carbon dioxide concentration and low mineral nutrition.

D. The effects of restricted water supply are to some extent identical with those of high light intensity.

E. The effects of low temperature are also in many cases similar to those of high light intensity. It is suggested that this is conditioned by a stronger retardation of the growth processes than of the carbon dioxide assimilation with an accumulation of carbohydrates as a result.

F. The importance of the great period of growth for the morphogenetic problems is emphazised.

II. Ecological studies.

In attempting a quantitative study of the form variation of plants under ecological conditions it is important to choose such an environment that most of the factors are as constant as possible, while one, in this case the light factor, shows a regular variation. In this respect the epilimnic layers of the lakes are well qualified, and the present study is restricted to some subaquatic rosette plants, principally *Lobelia Dortmanna* L., which occur abundantly in a series of lakes in South Sweden that have been closely studied in physical and chemical respects (Åberg & Rodhe 1942).

A brief description of the light conditions is given in Chapt. VIII. An approximate method for computing the relative light energy at any depth from the colorimetrically determined water colour (mg. Pt per liter) is advanced.

Measurements of natural populations (Chapt. IX) from various depths in lakes with increasing water colour shows that there is a rough correlation between the increasing relative length of leaves (length/breadth) and decreasing light intensity. Morphologically the form variation is conditioned principally by increasing absolute leaf length, though a decrease of the leaf breadth may also occur in light intensities insufficient for the survival of the plants. Anatomically there is an increase of the cell length but also of the longitudinal cell number.

A study of the morphological changes in the leaf series of the rosettes (Chapt. X) revealed a close correlation to the temporal variation of the environmental factors. Thus the leaf form changes with the water colour and water level. An abrupt decrease in the relative length from the last autumnal leaves to the first spring leaves is probably connected with the higher absolute light intensity realized when the temperature reaches the level necessary for the recommencement of vegetation in spring, than at its autumnal cessation.

For a strictly quantitative analysis of the relation between leaf form and light factor it was necessary to perform transplantation experiments (Chapt. XI). Thus differences in the soil substratum, in the density of

individuals and other biotic factors, and in the genetical properties of the populations could be eliminated. The results are interpreted as conditioned by the trophic mechanism, in most cases effected by the variation of the carbohydrate content above the optimum value but also in some cases below this. The reaction to lowered light intensity is, however, somewhat stronger in the dark coloured lakes, and this cannot be the result of quality effects. To some extent the temperature factor may be responsible, but it is also necessary to assume the activity of chemical factors that are perhaps in some way related to the humic substances in solution.

Literaturverzeichnis.

Åberg, B. 1941. Pflanzenkultur bei künstlichem Licht. (Schwedisch mit deutscher Zusammenfassung.) — Symb. Bot. Ups. *4* (5): 1–98.

Åberg, B. & Rodhe, W. 1942. Über die Milieufaktoren in einigen südschwedischen Seen. — Symb. Bot. Ups. *5* (3): 1–256.

Amelung, E. 1894. Ueber Etiolement. — Flora *78*: 204–210.

Amlong, H. U. 1939. Untersuchungen über Wirkung und Wanderung des Wuchsstoffes in der Wurzel. — Jahrb. wiss. Bot. *88*: 421–469.

Araki, T. 1939. Physiologisch-anatomische Untersuchungen über die Wachstumsverhältnisse des Mesokotyls von Gramineen im Dunkel und bei der Belichtung. — Jap. Journ. Bot. *10*: 69–112.

Araki, T. & Hamada, H. 1937. Lokalisation der lichtempfindlichen Zonen von Keimorganen bei *Avena sativa* L. — Bot. Mag. Tokyo *51*: 498–505.

Armand, L. 1912. Recherches morphologiques sur le *Lobelia Dortmanna* L. —Rev. gén. Bot. *24*: 465–478.

Asplund, E. 1928. Eine neue Balanophoraceen-Gattung aus Bolivien. — Svensk Bot. Tidskr. *22*: 261–277.

Atkins, G. A. 1936. The effect of pigment on phototropic response: a comparative study of reactions to monochromatic light. — Ann. Bot. *50*: 197–218.

Atkins, W. R. G. & Poole, H. H. 1933. The photoelectric measurement of the penetration of light of various wavelengths into the sea and the physiological bearing of the results. — Phil. Trans. Roy. Soc. London, B, *222*: 129–164.

Avery, G. S. 1935. Differential distribution of a phytohormone in the developing leaf of *Nicotiana*, and its relation to polarized growth. — Bull. Torrey Bot. Club *62*: 313–330.

Avery, G. S., Burkholder, P. R. & Creighton, H. B. 1937 a. Growth hormone in terminal shoots of *Nicotiana* in relation to light. — Amer. Journ. Bot. *24*: 666–673.

—— 1937 b. Polarized growth and cell studies in the first internode and coleoptile of *Avena* in relation to light and darkness. — Bot. Gaz. *99*: 125–143.

Batalin, A. 1871. Ueber die Wirkung des Lichtes auf die Entwickelung der Blätter. — Bot. Zeitung *29*: 669–686.

Bernheim, Karoline. 1930. Beitrag zur Kenntnis des Internodienwachstums. — Beih. Bot. Zentralbl. *46* (1): 347–406.

Berthold, G. 1882. Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. — Jahrb. wiss. Bot. *13*: 569–717.

—— 1904. Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation. *2* (1): 1–257. Leipzig.

Beyrer, H. 1913. Beobachtungen über das Etiolment bei Wasserpflanzen. — 14. Jahresber. d. K. K. Staats-Ober-Realgymnasiums in Tetschen a. E., *p.* 3–16.

Bitter, G. 1901. Ueber die Variabilität einiger Laubflechten und über den Einfluss äusserer Bedingungen auf ihr Wachsthum. — Jahrb. wiss. Bot. *36*: 421–492.

Björkman, E. 1942. Über die Bedingungen der Mykorrhizabildung bei Kiefer und Fichte. — Symb. Bot. Ups. *6* (2): 1–191. Auch: Diss., Uppsala.

Björling, K. 1942. Untersuchungen über den Kleekrebs. II. Studien über Entwicklungsgeschichte und Variation von *Sclerotinia trifoliorum*. (Schwedisch mit deutscher Zusammenfassung.) — Statens Växtskyddsanstalt, Medd. *37*: 1–154. Stockholm. Auch: Diss., Lund.

Blomgren, N. & Naumann, E. 1925. Untersuchungen über die höhere Vegetation des Sees Stråken bei Aneboda. — Lunds Univ. Årsskrift, N. F., Avd. 2, *21* (6): 1–52.

Bonnier, G. 1895. Influence de la lumière électrique continue sur la forme et la structure des plantes. — Rev. gén. Bot. *7*: 241–257, etc.

—— 1898. Expériences sur la production des caractères alpins des plantes, par l'alternance des températures extrêmes. — Compt. Rend. Acad. Sci. Paris *127*: 307–312.

Borgström, G. 1939 a. Anthogenesis in etiolated pea seedlings. — Bot. Notiser *1939*: 830–838.

—— 1939 b. The transverse reactions of plants. 230 p. Lund. Auch: Diss., Lund.

Borriss, H. 1934. Über den Einfluss äusserer Faktoren auf Wachstum und Entwicklung der Fruchtkörper von *Coprinus lagopus*. — Planta *22*: 644–684.

—— 1937. Die Beeinflussung des Streckungswachstums durch Salze. I. — Jahrb. wiss. Bot. *85*: 732–769.

—— 1943. Die Wirkung allseitiger und einseitiger Wuchsstoffgaben auf das Wachstum etiolierter Dikotylen-Keimlinge. — Zeitschr. Bot. *38*: 337–392.

Böttcher, R. & Behling, L. 1939. Licht, Transpiration, Salzaufnahme und Blattstruktur. Ein Beitrag zum Problem der Sonnen- und Schattenblätter. — Flora *134*: 1–44.

Brenner, W. 1900. Untersuchungen an einigen Fettpflanzen. — Flora *87*: 387–439. Auch: Diss., Basel.

Brotherton, W. & Bartlett, H. H. 1918. Cell measurement as an aid in the analysis of quantitative variation. — Amer. Journ. Bot. *5*: 192–206.

Brown, H. T. & Escombe, F. 1902. The influence of varying amounts of carbon dioxide in the air on the photosynthetic process of leaves and on the mode of growth of plants. — Proc. Roy. Soc. London *70*: 397–413.

Brunnthaler, J. 1909. Der Einfluss äusserer Faktoren auf *Gloeothece rupestris* (Lyngb.) Born. — Sitzungsber. K. Akad. Wiss. Wien, Math.-nat. Kl., Abt. I, *118* (1): 501–573.

Buch, H. 1923. Die Scapanien Nordeuropas und Sibiriens. I. — Soc. Sci. Fenn., Comm. Biol. *1* (4): 1–21.

—— 1932. Experimentelle Morphologie. — Manual of Bryology, ed. by F. Verdoorn, *p.* 73–88. The Hague.

Bünning, E. 1937. Phototropismus und Carotinoide. III. Weitere Untersuchungen an Pilzen und höheren Pflanzen. — Planta *27*: 583–610.

—— 1939. Die Physiologie des Wachstums und der Bewegungen. 267 S. Berlin.

—— 1941. Über die Verhinderung des Etiolements. — Ber. deutsch. bot. Ges. *59*: 2–9.

—— 1942. Untersuchungen über den physiologischen Mechanismus der endogenen Tagesrhytmik bei Pflanzen. — Zeitschr. Bot. *37*: 433–486.

Burgerstein, A. 1900. Ueber das Verhalten der Gymnospermen-Keimlinge im Lichte und im Dunkeln. — Ber. deutsch. bot. Ges. *18*: 168–184.

Burkholder, P. R. 1936. The rôle of light in the life of plants. — Bot. Rev. *2*: 1–52, 97–172.

Burkholder, P. R. & Johnston, E. S. 1937. Inactivation of plant growth substance by light. — Smithsonian Misc. Coll. *95* (20): 1–14.

Burkom, H. J. van. 1913. Het verband tusschen den bladstand en de verdeeling van de groeisnelheid over den stengel. — Diss., Utrecht 1913. 188 S.

Burström, H. 1941. On formative effects of carbohydrates on root growth. — Bot. Notiser *1941*: 310–334.

—— 1942 a. Die osmotischen Verhältnisse während des Streckungswachstums der Wurzel. — Ann. Landw. Hochsch. Schwed. *10*: 1–30.

—— 1942 b. The influence of heteroauxin on cell growth and root development. — *Ibid.* *10*: 209–240.

Buy, H. G. du. 1933. Über Wachstum und Phototropismus von *Avena sativa*. — Rec. trav. bot. néerl. *30*: 798–925. Auch: Diss., Utrecht.

Buy, H. G. du & Nuernbergk, E. 1932–35. Phototropismus und Wachstum der Pflanzen. — Ergebn. Biol. *9*: 358–544, 1932, *10*: 207–322, 1934, *12*: 325–543, 1935.

Charlton, Florence Brown. 1938. Formative effects of radiation upon fern prothallia. — Amer. Journ. Bot. *25*: 431–442.

Coupin, H. 1920. Sur les causes de l'élongation de la tige des plantes étiolées. — Compt. Rend. Acad. Sci. Paris *170*: 189–191.

Curtel, G. 1898. Recherches physiologiques sur la fleur. — Ann. Sci. Nat., Bot., Sér. 8, *6*: 221–308. Auch: Diss., Paris 1898 (1899).

Dangeard, A.-P. 1921. Observations sur une algue cultivée à l'obscurité depuis huit ans. — Compt. Rend. Acad. Sci. Paris *172*: 254–260.

Davis, A. R. & Hoagland, D. R. 1929. Further experiments on the growth of plants in a controlled environment. — Amer. Journ. Bot. *15*: 624.

Davy de Virville, A. 1927–28. L'action du milieu sur les mousses. — Rev. gén. Bot. *39*: 364–383, etc. *40*: 30–44, etc.

Detmer, W. 1882. Ueber Photoepinastie der Blätter. — Bot. Zeitung *40*: 787–794.

Diehl, J. M., Gorter, C. J., Iterson, G. van & Kleinhoonte, A. 1939. The influence of growth hormone on hypocotyls of *Helianthus* and the structure of their cell walls. — Rec. trav. bot. néerl. *36*: 709–798.

Dillewijn, C. van. 1927. Die Lichtwachstumsreaktionen von *Avena*. — Rec. trav. bot. néerl. *24*: 307–581. Auch: Diss., Utrecht.

Dorfmüller, W. 1938. Lichtwirkung und Wuchsstoffe in ihrer Bedeutung für die Bewurzelung von Commelinaceen-Stecklingen. — Jahrb. wiss. Bot. *86*: 420–490.

Douin, R. & Davy de Virville, A. 1924. Action du milieu sur le *Fegatella conica* Corda. — Rev. gén. Bot. *36*: 513–530.

Dubbels, H. 1904. Über den Einfluss der Dunkelheit auf die Ausbildung der Blätter und Ranken einiger Papilionaceen. — Diss., Kiel. 61 S.

Duggar, B. M. 1936 a. Biological effects of radiation. A collective contribution edited by B. M. Duggar. *1*: 1–676, *2*: 677–1343. New York and London.

—— 1936 b. Effects of radiation on bacteria. — Duggar 1936 a: 1119–1149.

Eberhardt, P. 1903. Influence de l'air sec et de l'air humide sur la forme et sur la structure des végétaux. — Ann. Sci. Nat., Bot., Sér. 8, *18*: 61–153.

Elfving, F. 1890. Studien über die Einwirkung des Lichtes auf die Pilze. — Diss., Helsingtors. 141 S.

Farmer, J. B. & Chandler, S. E. 1902. On the influence of an excess of carbon dioxide in the air on the form and internal structure of plants. — Proc. Roy. Soc. London *70*: 413–423.

Fitting, H. 1907. Lichtperzeption und phototropische Empfindlichkeit, zugleich ein Beitrag zur Lehre vom Etiolement. — Jahrb. wiss. Bot. *45*: 83–136.

—— 1939. Untersuchungen über den Einfluss von Licht und Dunkelheit auf die Entwicklung von Moosen. I. Die Brutkörper der Marchantieen. — *Ibid. 88*: 633–722.

Fliche, P. 1879. Les Isoetes des Vosges. — Mém. Acad. Stanislas 1878, Sér. 4, *11*: 177–202. Nancy.

Förster, K. 1927. Die Wirkung äusserer Faktoren auf Entwicklung und Gestaltbildung bei *Marchantia polymorpha*. — Planta *3*: 325–390.

Foster, A. C. & Tatman, E. C. 1938. Influence of certain environmental conditions on congestion of starch in tomato plant stems. — Journ. Agr. Res. *56*: 869–882.

Frank, A. B. 1872. Ueber die Lage und die Richtung schwimmender und submerser Pflanzentheile. — Beitr. Biol. Pflanz. *1* (2): 31–86.

— 1892. Lehrbuch der Botanik. *1*: 1–669. Leipzig.

Freund, H. 1923. Die Abhängigkeit der Zelldimensionen von Aussenbedingungen. Versuche mit *Oedogonium pluviale*. — Ber. deutsch. bot. Ges. *41*: 245–252.

—— 1928. Über die Bedingungen des Wachstums von *Oedogonium pluviale*. Ein Beitrag zur Frage des Stickstoff- und Phosphoretiolements. — Planta *5*: 520–548.

Funke, G. L. 1931. On the influence of light of different wave-lengths on the growth of plants. — Rec. trav. bot. néerl. *28*: 431–485.

Fürth, Elly. 1921. Über das Wachstum von *Raphanus*-Keimlingen im kohlensäurefreien Raume. — Österr. Bot. Zeitschr. *70*: 183–193.

Gabrielsen, E. K. 1940. Einfluss der Lichtfaktoren auf die Kohlensäureassimilation der Laubblätter. — Dansk Bot. Ark. 10 (1): 1–177. Auch: Diss., København.

Garner, W. W. 1936. Photoperiodism. — Duggar 1936 a: 677–713.

—— 1937. Recent work on photoperiodism. — Bot. Rev. *3*: 259–275.

Garner, W. W. & Allard, H. A. 1931. Effect of abnormally long and short alternations of light and darkness on growth and development of plants. — Journ. Agr. Res. *42*: 629–651.

Gessner, F. 1940. Beiträge zur Biologie amphibischer Pflanzen. — Ber. deutsch. bot. Ges. *58*: 2–22.

Glück, H. 1924. Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. IV. Untergetauchte und Schwimmblatttlora. 746 S. Jena.

Godlewski, E. 1879. Zur Kenntniss der Ursachen der Formänderung etiolirter Pflanzen. — Bot. Zeitung *37*: 81–92, 97–107, 113–125, 137–141.

—— 1891. Die Art und Weise der wachsthumretardierenden Lichtwirkung und die Wachsthumstheorien. — Bull. Internat. Acad. Sci. Cracovie, Compt. Rend. *1890*: 286–293.

Goebel, K. 1895. Ueber die Einwirkung des Lichtes auf die Gestaltung der Kakteen und anderer Pflanzen. I. — Flora *80*: 96–116.

Goebel, K. 1928–30. Organographie der Pflanzen. 3. Aufl. Jena. — I. Allgemeine Organographie, *p.* 1–642. 1928. — II. Bryophyten-Pteridophyten, *p.* 643–1378. 1930.

Goodwin, R. H. 1941. On the inhibition of the first internode of *Avena* by light. — Amer. Journ. Bot. *28*: 325–332.

Gorter, C. J. & Funke, G. L. 1937. Wachstum und Wuchsstoffproduktion von *Raphanus sativus* in trockener und feuchter Luft. — Planta *26*: 532–545.

Gould, S. A., Pearl, R., Edwards, T. I. & Miner, J. R. 1934. On the effects of partial removal of the cotyledons upon the growth and duration of life of canteloup seedlings without exogenous food. — Ann. Bot. *48*: 575–599.

Gräntz, F. 1898. Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Entwicklung einiger Pilze. — Diss., Leipzig. 74 S.

Gray, W. D. 1938. The effect of light on the fruiting of myxomycetes. — Amer. Journ. Bot. *25*: 511–522.

Güssow, H. T. 1921. Leaf curling in tomatoes. — Phytopathology *11*: 380–383.

Haan, I. de & Gorter, C. J. 1936. On the differences in longitudinal growth of some varieties of *Pisum sativum*. — Rec. trav. bot. néerl. *33*: 434–446.

Haberlandt, G. 1924. Physiologische Pflanzenanatomie. 6. Aufl. 671 S. Leipzig.

Hamada, H. 1931. Über die Beeinflussung des Wachstums des Mesokotyls und der Koleoptile von *Avena*-Keimlingen durch das Licht. — Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ., Ser. B, *6*: 161–238.

Hamner, K. C. & Bonner, J. 1938. Photoperiodism in relation to hormones as factors in floral initiation and development. — Bot. Gaz. *100*: 388–431.

Hanson, H. C. 1917. Leaf-structure as related to environment. — Amer. Journ. Bot. *4*: 533–560.

Harder, R. 1917. Ernährungsphysiologische Untersuchungen an Cyanophyceen, hauptsächlich dem endophytischen *Nostoc punctiforme*. — Zeitschr. Bot. *9*: 145–242.

Harper, R. A. 1932. Organization and light relations in *Polysphondylium*. — Bull. Torrey Bot. Club *59*: 49–84.

Heinricher, E. 1931. Monographie der Gattung *Lathraea*. 152 S. Jena.

Herbst, C. 1895. Ueber die Bedeutung der Reizphysiologie für die kausale Auffassung von Vorgängen in der tierischen Ontogenese. II. Die formativen oder morphogenen Reize. — Biol. Zentralbl. *15*: 721–745, etc.

Héribaud, J. 1894. De l'influence de la lumière et de l'altitude sur la striation des valves des Diatomées. — Compt. Rend. Acad. Sci. Paris *118*: 82–84.

Herzog, R. 1934. Anatomische und experimentell-morphologische Untersuchungen über die Gattung *Salvinia*. — Planta *22*: 490–514.

Heyn, A. N. J. 1940. The physiology of cell elongation. — Bot. Rev. *6*: 515–574.

Hommer, Maria. 1926. Ueber das Etiolement bei Farnpflanzen und die Ursachen des Etiolements im Allgemeinen. — Bot. Arch. *14*: 1–46.

Hoover, W. H. 1937. The dependence of carbon dioxide assimilation in a higher plant on wave length of radiation. — Smithsonian Misc. Coll. *95* (21): 1–13.

Huber, G. & Nipkow, F. 1923. Experimentelle Untersuchungen über Entwicklung und Formbildung von *Ceratium hirundinella* O. F. Müller. — Flora *116*: 114–215.

Iltis, H. 1903. Über den Einfluss von Licht und Dunkel auf das Längenwachstum der Adventivwurzeln bei Wasserpflanzen. — Ber. deutsch. bot. Ges. *21*: 508–517.

Jacobi, G. 1928. Untersuchungen über die Wirkung des ultravioletten Lichtes auf Keimung und Wachstum. — Beitr. Biol. Pflanz. *16*: 405–464.

JACOBI, HELENE. 1914. Einwirkung von Feuchtigkeit und Licht auf das Längenwachstum von Keimlingen. — Österr. Bot. Zeitschr. *64*: 94–101.

JOHNSTON, E. S. 1932. The functions of radiation in the physiology of plants. II. Some effects of near infra-red radiation on plants. — Smithsonian Misc. Coll. *87* (14): 1–15.

—— 1937. Growth of *Avena* coleoptile and first internode in different wave-length bands of the visible spectrum. — *Ibid.* 96 (6): 1–19.

JONES, L. H. 1938. Relation of soil temperature to chlorosis of *Gardenia*. — Journ. Agr. Res. *57*: 611–621.

JOST, L. 1895. Ueber die Abhängigkeit des Laubblattes von seiner Assimilationsthätigkeit. — Jahrb. wiss. Bot. *27*: 403–480.

KARLING, J. S. 1925. A preliminary account of the influence of light and temperature on growth and reproduction in *Chara fragilis*. — Bull. Torrey Bot. Club *51*: 469–488.

KATUNSKIJ, V. M. 1936. Growth-promoting substance and the formative action of light on vegetation in plants. — Compt. Rend. Acad. Sci. URSS *11* (92) [N. S. *2* (6)]: 241–244.

KERL, IRMGARD. 1937. Über Regenerationsversuche an Fruchtkörpern und andere entwicklungsphysiologische Untersuchungen bei *Pyronema confluens*. — Zeitschr. Bot. *31*: 129–174. Auch: Diss., Göttingen.

KLEBS, G. 1896. Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. 543 S. Jena.

—— 1916–17. Zur Entwickelungs-Physiologie der Farnprothallien. I–III. — Sitzungsber. Heidelberger Akad. Wiss., Math.-nat. Kl., *7 B* (4): 1–82, 1916, *8 B* (3): 1–138, 1917 a, *8 B* (7): 1–104, 1917 b.

KLEMM, P. 1893. Ueber *Caulerpa prolifera*. — Flora *77*: 460–486.

KNY, L. 1902. Ueber den Einfluss des Lichtes auf das Wachstum der Bodenwurzeln. — Jahrb. wiss. Bot. *38*: 421–446.

KOLDA, ANNA. 1937. Zur Anatomie etiolierter und periodisch belichteter Pflanzen und über die Wirkung nachträglicher Kultur am Lichte. — Beih. Bot. Zentralbl. *57 A*: 319–380.

KONINGSBERGER, C. 1936. De auto-inactiveering der auxinen. 70 S. Diss., Utrecht.

KONINGSBERGER, V. J. & VERKAAIK, B. 1938. On phototropic curvatures in *Avena*, caused by photochemical inactivation of auxin-a via its lactone. — Rec. trav. bot. néerl. *35*: 1–13.

KRABBE, G. 1882. Entwickelung, Sprossung und Theilung einiger Flechtenapothecien. — Bot. Zeitung *40*: 65–83, etc.

KRAUS, C. 1879. Ursachen der Formänderung etiolirter Ptlanzen. — Bot. Zeitung *37*: 332–335.

KRAUS, G. 1869. Ueber die Ursachen der Formänderungen etiolirender Pflanzen. — Jahrb. wiss. Bot. *7*: 209–260.

KÜHLHORN, F. 1904. Beiträge zur Kenntnis des Etiolements. 87 S. Diss., Göttingen.

KÜSTER, E. 1925. Pathologische Pflanzenanatomie. 3. Aufl. 558 S. Jena.

LAIBACH, F. 1938. Zur Frage der Inaktivierung des Wuchsstoffes durch Licht. — Ber. deutsch. bot. Ges. *56*: 298–306.

—— 1941. Wuchsstoffbildung mit Kohlehydratstoffwechsel. *Ibid.* *59*: 257–271.

LANGE, S. 1929. Über den Einfluss weissen und roten Lichtes auf die Entwicklung des Mesokotyls bei Haferkeimlingen. — Jahrb. wiss. Bot. *71*: 1–25.

LARSEN, P. 1939. Skototenin, ein neuer Streckungswuchsstoff in höheren Pflanzen. — Naturwiss. *27*: 549–550.

LAURENT, J. 1904. Recherches sur la nutrition carbonée des plantes vertes à l'aide de matières organiques. — Rev. gén. Bot. *16*: 14–48, etc.

— - 1907. Les facteurs de la structure chez les végétaux. — *Ibid.* *19*: 129–160.

LEAVITT, R. G. 1902. Subterranean plants of *Epiphegus*. — Bot. Gaz. *33*: 376.

LEBEDEFF, A. F. 1928. Vergleichende Untersuchungen über einige physiologische Prozesse bei albinotischem und grünem Mais. — Zeitschr. indukt. Abstamm. u. Vererbungslehre. Suppl. Bd. *2*: 955–972.

LEBEDINCEV, ELISABETH. 1927. Physiologische und anatomische Besonderheiten der in trockener und in feuchter Luft gezogenen Pflanzen. — Ber. deutsch. bot. Ges. *45*: 83–96.

LI, TSI-TUNG. 1934. Light and leaf development in *Ginkgo biloba*. — Sci. Rep. National Tsing Hua Univ., Ser. B, *2*: 11–28. Peiping.

LILLIEROTH, S. 1938. Die höhere Vegetation des Sees Lammen bei Aneboda. — Lunds Univ. Årsskrift, N. F., Avd. 2, *34* (14): 1–64.

LINDENBEIN, W. 1939. Über die Bedeutung der Tageszeit bei zusätzlichen Kunstlichtgaben im Winter. — Gartenbauwiss. *13*: 587–597.

LIRO, J. I. 1911. Beiträge zur Kenntnis der Chlorophyllbildung bei den Gymnospermen und Pteridophyten. — Ann. Acad. Sci. Fennicae, Ser. A, *2* (15): 1–29.

LOHAMMAR, G. 1938. Wasserchemie und höhere Vegetation schwedischer Seen. — Symb. Bot. Ups. *3* (1): 1–253. Auch: Diss., Uppsala.

LUERSSEN, C. 1889. Die Farnpflanzen. — Rabenhorsts Kryptogamenflora, 2. Aufl., *3*: 1–906.

LUNDEGÅRDH, H. 1928. Photosynthesis of cultivated plants. (Swedish with an English summary.) — Centralanst. försöksväs. jordbruksomr., Medd. *331*: 1–100. Stockholm. Auch: K. Lantbruksakad. Handl. o. Tidskr. *67*: 471–559.

—— 1930. Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. 2. Aufl. 480 S. Jena.

—— 1940. Investigations as to the absorption and accumulation of inorganic ions. — Ann. Agr. Coll. Sweden *8*: 233–404.

MACDOUGAL, D. T. 1896. Relation of the growth of foliage-leaves and the chlorophyll function. — Journ. Linnean Soc., Bot., *31*: 526–546.

—— 1903. The influence of light and darkness upon growth and development. — Mem. New York Bot. Garden *2*: 1–319.

MAIER, W. 1938. Die Notwendigkeit des Bors in der Pflanze. — Ber. deutsch. bot. Ges. *56*: (84)–(100).

MARTHALER, H. 1939. Die Stickstoffernährung der Hochmoorpflanzen. Zugleich ein Beitrag zum Xerophytenproblem. — Jahrb. wiss. Bot. *88*: 723–758.

MASSART, J. 1920. L'action de la lumière continue sur la structure des feuilles. — Acad. Roy. Belgique, Bull. Cl. Sci., Sér. 5, *6*: 37–43.

MAXIMOV, N. A. 1925. Pflanzenkultur bei elektrischem Licht und ihre Anwendung bei Samenprüfung und Pflanzenzüchtung. — Biol. Zentralbl. *45*: 627–639.

—— 1929. The plant in relation to water. 451 p. London.

MAYER, A. 1867. Production von organischer Pflanzen-Substanz bei Ausschluss der chemischen Lichtstrahlen. — Landwirt. Versuchsstat. *9*: 396–408.

MCILVAINE, H. R. C. & POPP, H. W. 1940. Further studies on growth substances in relation to the mechanism of the action of radiation on plants. — Journ. Agr. Res. *60*: 207–215.

Melville, R. 1937. The influence of environment on the growth and metabolism of the tomato plant. II. The relationship between water content and assimilation. — Ann. Bot. *51*: 153–174.

Mer, É. 1875. Recherches sur les anomalies de dimensions des entre-nœuds et des feuilles étiolés. — Bull. Soc. Bot. France *22*: 190–200.

—— 1880. Des causes qui modifient la structure de certaines plantes aquatiques végétant dans l'eau. — Ibid. *27*: 194–200.

—— 1881. De l'influence exercée par le milieu sur la forme, la structure et le mode de reproduction de l'*Isoetes lacustris*. — Compt. Rend. Acad. Sci. Paris *92*: 94–97.

Mestre, H. 1935. The absorption of radiation by leaves and algae. — Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology *3*: 191–209.

Mevius, W. 1935. Über das Verhalten belichteter Laubblätter in kohlensäurefreier Luft. — Jahrb. wiss. Bot. *81*: 327–382.

Meyer, F. J. 1923. Das trophische Parenchym. A. Assimilationsgewebe. — Handb. d. Pflanzenanat., herausgeg. von K. Linsbauer, *4* (1): 1–85, (Lief. 9).

Möbius, M. 1895. Ueber einige an Wasserpflanzen beobachtete Reizerscheinungen. — Biol. Zentralbl. *15*: 1–14, 33–44.

Molliard, M. 1907. Action morphogénique de quelques substances organiques sur les végétaux supérieurs. — Rev. gén. Bot. *19*: 241–291, 329-349, 357–391.

Morgen, A. 1877. Ueber den Assimilationsprocess in der keimenden Kresse (*Lepidium sativum* L.). — Bot. Zeitung *35*: 553–567, 569–584, 585–591.

Morton, F. 1927. Ökologie der assimilierenden Höhlenpflanzen. Mit einem Beitrag über Höhlenpflanzenanatomie von Elise Hofmann. — Fortschr. naturw. Forsch. *12*: 155–234.

Mothes, K. 1932. Ernährung, Struktur und Transpiration. — Biol. Zentralbl. *52*: 193–223.

Murinoff, A. 1907. Einfluss des Lichtes und der Feuchtigkeit auf die Zusammensetzung der Pflanzen. — Ber. deutsch. bot. Ges. *25*: 507–509.

Mussack, A. 1933. Untersuchungen über *Cystopteris fragilis*. — Beih. Bot. Zentralbl. *51* (1): 204–254.

Navez, A. E. 1933. Growth-promoting substance and illumination. — Proc. Nat. Acad. Sci *19*: 636–638.

Němec, B. 1906 a. Die Symmetrieverhältnisse und Wachstumsrichtungen einiger Laubmoose. — Jahrb. wiss. Bot. *43*: 501–579.

—— 1906 b. Die Wachstumsrichtungen einiger Lebermoose. — Flora *96*: 409–450.

—— 1906 c. Die Induktion der Dorsiventralität bei einigen Moosen. II. — Bull. Internat. Acad. Sci. Prag *11*: 90–96.

Nightingale, G. T. 1933. Effects of temperature on metabolism in tomato. — Bot. Gaz. *95*: 35–58.

Nightingale, G. T. & Mitchell, J. W. 1934. Effects of humidity on metabolism in tomato and apple. — Plant Physiol. *9*: 217–236.

Noll, F. 1902. Über das Etiolement der Pflanzen. — Sitzungsber. Niederrhein. Ges. Natur- u. Heilkunde Bonn *1901*: 55–64.

Nordhausen, M. 1903. Über Sonnen- und Schattenblätter. — Ber. deutsch. bot. Ges. *21*: 30–45.

—— 1912. Über Sonnen- und Schattenblätter. II. — *Ibid. 30*: 483–503.

Oltmanns, F. 1923. Morphologie und Biologie der Algen. III. 2. Aufl. 558 S. Jena.

Oppenoorth, W. F. F. 1941. On the role of auxin in phototropism and light-growth-reactions of *Avena*-coleoptiles. — Rec. trav. bot. néerl. *38*: 287–372. Auch: Diss., Utrecht.

Orth, R. 1937. Zur Keimungsphysiologie der Farnsporen in verschiedenen Spektralbezirken. — Jahrb. wiss. Bot. *84*: 358–426.

Overbeek, J. van. 1933. Wuchsstoff, Lichtwachstumsreaktion und Phototropismus bei *Raphanus*. — Rec. trav. bot. néerl. *30*: 537–626. Auch: Diss., Utrecht.

—— 1936 a. Growth substance curvatures of *Avena* in light and dark. — Journ. Gen. Physiol. *20*: 283–309.

—— 1936 b. Light growth response and auxin curvatures of *Avena*. — Proc. Nat. Acad. Sci. *22*: 421–425.

—— 1938. Auxin distribution in seedlings and its bearing on the problem of bud inhibition. — Bot. Gaz. *100*: 133–166.

Palladin, W. 1890. Transpiration als Ursache der Formänderung etiolirter Pflanzen. — Ber. deutsch. bot. Ges. *8*: 364–371.

Papen, Ruth von. 1935. Beiträge zur Kenntnis des Wachstums der Blattspreite. — Bot Arch. *37*: 159–206. Auch: Diss., Köln.

Pearsall, W. H. & Hanby, A. M. 1925. The variation of leaf form in *Potamogeton perfoliatus*. — New Phytologist *24*: 112–120.

Pfeffer, W. 1904. Pflanzenphysiologie. II. 2. Aufl. 986 S. Leipzig.

Pfeiffer, Norma E. 1926. Microchemical and morphological studies of effect of light on plants. — Contr. Boyce Thompson Inst. *1*: 123–145. Auch: Bot. Gaz. *81*: 173–195.

—— 1928. Anatomical study of plants grown under glasses transmitting light of various ranges of wave lengths. — Contr. Boyce Thompson Inst. *1*: 397–406. Auch: Bot. Gaz. *85*: 427–436.

Pirschle, K. & Wettstein, F. von. 1940. Einige vorläufige Beobachtungen über die Wirkung verschiedener Lichtintensitäten und -qualitäten auf höhere Pflanzen unter konstanten Bedingungen. — Biol. Zentralbl. *60*: 626–658.

Popp, H. W. 1926. A physiological study of the effect of light of various ranges of wave length on the growth of plants. — Contr. Boyce Thompson Inst. *1*: 241–271. Auch: Amer. Journ. Bot. *13*: 706–736.

Popp, H. W. & Brown, F. 1936. Effects of different regions of the visible spectrum upon seed plants. — Duggar 1936 a: 763–790.

Popp, H. W. & McIlvaine, H. R. C. 1937. Growth substances in relation to the mechanism of the action of radiation on plants. — Journ. Agr. Res. *55*: 931–936.

Portheim, L. von. 1907. Über Formveränderungen durch Ernährungsstörungen bei Keimlingen mit Bezug auf das Etiolement. — Sitzungsber. K. Akad. Wiss. Wien, Math.-nat. Kl., Abt. I, *116*: 1359–1436.

Prantl, K. 1873. Ueber den Einfluss des Lichts auf das Wachsthum der Blätter. — Arb. Bot. Inst. Würzburg *1*: 371–384.

— 1879. Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Bilateralität der Farnprothallien. — Bot. Zeitung *37*: 697–703, 713–720.

Priestley, J. H. 1925. Light and growth. I. The effect of brief light exposure upon etiolated plants. — New Phytologist *24*: 271–283.

— 1926. Light and growth. II. On the anatomy of etiolated plants. — *Ibid.* *25*: 145–170.

Priestley, J. H. & Ewing, J. 1923. Physiological studies in plant anatomy. VI. Etiolation. — *Ibid.* *22*: 30–44.

Pringsheim, E. G. & Pringsheim, O. 1935. Die Züchtung von Laubmoosprotonemen im Dunkeln. — Jahrb. wiss. Bot. *82*: 311–332.

Probst, S. 1927. Über den Einfluss einer Sprossbelichtung auf das Wurzelwachstum und denjenigen einer Wurzelbelichtung auf das Sprosswachstum. — Planta *4*: 651–709.

Rauwenhoff, N. W. P. 1878. Sur les causes des formes anormales des plantes qui croissent dans l'obscurité. — Ann. Sci. Nat., Bot., Sér. 6, *5*: 267–322.

Redington, G. 1929. A study of the effect of diurnal periodicity upon plant growth. — Trans. Roy. Soc. Edinburgh *56*: 247–272.

Reid, Mary E. 1929 a. Growth of seedlings in light and in darkness in relation to available nitrogen and carbon. — Contr. Boyce Thompson Inst. *2*: 1–38. Auch: Bot. Gaz. *87*: 81–118.

—— 1929 b. Relation of composition of seed and the effects of light to growth of seedlings. — *Ibid.* *2*: 251–273. Auch: Amer. Journ. Bot. *16*: 747–769.

Richter, O. 1911. Die Ernährung der Algen. — Monogr. u. Abhandl. zur Int. Rev. ges. Hydrobiol. u. Hydrographie *2*: 1–192. Leipzig.

Rippel, A. 1919. Der Einfluss der Bodentrockenheit auf den anatomischen Bau der Pflanzen. — Beih. Bot. Zentralbl. *36* (1): 187–260.

Robbins, W. J. & Maneval, W. E. 1924. Effect of light on growth of excised root tips under sterile conditions. — Bot. Gaz. *78*: 424–432.

Roodenburg, J. W. M. 1940. Das Verhalten von Pflanzen in verschieden-farbigem Licht. — Rec. trav. bot. néerl. *37*: 301–376.

Ruge, U. 1937. Über einige Alterungserscheinungen in der Intermizellarsubstanz junger, streckungsfähiger Membranen. — Planta *27*: 436–449.

—— 1942. Zur Theorie der Mechanik der Zellstreckung und des Streckungswachstums. — Planta *32*: 571–584.

Rumberg, J. 1931. Entwicklungsgeschichte der Prothallien von *Equisetum silvaticum* L. und *Equisetum palustre* L. — Planta *15*: 1–42.

Sachs, J. 1863. Ueber den Einfluss des Tageslichts auf Neubildung und Entfaltung verschiedener Pflanzenorgane. — Bot. Zeitung *21* (Beilage): 1–30.

—— 1864. Wirkungen farbigen Lichts auf Pflanzen. — *Ibid.* *22*: 353–358, 361–367, 369–372.

—— 1865 a. Wirkung des Lichts auf die Blüthenbildung unter Vermittlung der Laubblätter. — *Ibid.* *23*: 117–121, 125–131, 133–139.

—— 1865 b. Handbuch der Experimental-Physiologie der Pflanzen. — Handb. physiol. Bot., herausgeg. von W. Hofmeister, *4*: 1–514. Leipzig.

—— 1882. Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie. 991 S. Leipzig.

—— 1894. Physiologische Notizen. VIII. Mechanomorphosen und Phylogenie. — Flora *78*: 215–243.

Sauberer, F. & Ruttner, F. 1941. Die Strahlungsverhältnisse der Binnengewässer. 240 S. Leipzig.

Schanz, F. 1919. Einfluss des Lichtes auf die Gestaltung der Vegetation. — Ber. deutsch. bot. Ges. *36*: 619–632.

—— 1920. Wirkungen des Lichts verschiedener Wellenlänge auf die Pflanzen. — *Ibid.* *37*: 430–442.

Schappelle, N. A. 1936. Effect of narrow ranges of wave-lengths of radiant energy, and other factors, on the reproductive growth of long-day and short-day plants. — Cornell Univ. Agr. Exp. Sta., Mem. *185*: 1–33.

Schimper, A. F. W. 1885. Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde. — Jahrb. wiss. Bot. *16*: 1–247.

Schloss-Weil, Betty. 1916. Über den Einfluss des Lichtes auf einige Wasserpflanzen. — Diss., Frankfurt a. M. Auch: Beih. Bot. Zentralbl. *35* (1): 1–59, 1918.

Schneider, C. L. 1938. The interdependence of auxin and sugar for growth. — Amer. Journ. Bot. *25*: 258–270.

Schoenau, K. von. 1910. Zur Verzweigung der Laubmoose. — Diss., München. Auch: Hedwigia *51*: 1–56, 1911.

Schönfeld, E. 1914. Über den Einfluss des Lichtes auf etiolierte Blätter. — Beitr. Biol. Pflanz. *12*: 351–412. Auch: Diss., Leipzig.

Schramm, R. 1912. Über die anatomischen Jugendformen der Blätter einheimischer Holzpflanzen. — Flora *104*: 225–295. Auch: Diss., Berlin.

Schroeder, H. 1910. Über den Einfluss von Aussenfaktoren auf die Koleoptilenlänge bei *Oryza sativa* und einigen anderen Gramineen. — Ber. deutsch. bot. Ges. *28*: 38–50.

Schumacher, W. 1928. Ein Beitrag zur Kenntnis des Stoffwechsels panaschierter Pflanzen. — Planta *5*: 161–231.

Segelitz, G. 1938. Der Einfluss von Licht und Dunkelheit auf Wurzelbildung und Wurzelwachstum. — Planta *28*: 617–643.

Shirley, H. L. 1929. The influence of light intensity and light quality upon the growth of plants. — Contr. Boyce Thompson Inst. *2*: 159–195. Auch: Amer. Journ. Bot. *16*: 354–390.

—— 1936. The effects of light intensity upon seed plants. — Duggar 1936 a: 727–762.

Sierp, H. 1918. Ein Beitrag zur Kenntnis des Einflusses des Lichts auf das Wachstum der Koleoptile von *Avena sativa*. — Zeitschr. Bot. *10*: 641–729.

—— 1920. Untersuchungen über die grosse Wachstumsperiode. — Biol. Zentralbl. *40*: 433–457.

Silberschmidt, K. 1928. Untersuchungen über die Abhängigkeit des pflanzlichen Wachstumsverlaufes und der erreichten Endlänge von konstanten Temperaturgraden. — Bibl. Bot. *24* (97): 1–95.

Simon, S. V. 1921. Über den Einfluss des Lichts auf die Entwicklung der Keimlinge von *Bruguiera eriopetala*. — Ber. deutsch. bot. Ges. *39*: 165–172.

Smith, Elizabeth C. 1936. The effects of radiation on fungi. — Duggar 1936 a: 889–918.

Söding, H. 1934. Über die Bedingungen für die Entstehung der Sonnenblätter. — Ber. deutsch. bot. Ges. *52*: 110–120.

Solms-Laubach, H. Graf zu. 1902. *Isoëtes lacustris*, seine Verzweigung und sein Vorkommen in den Seen des Schwarzwaldes und der Vogesen. — Bot. Zeitung *60*: 179–206.

Stahl, E. 1909. Zur Biologie des Chlorophylls. Laubfarbe und Himmeslicht, Vergilbung und Etiolement. 153 S. Jena.

Stålfelt, M. G. 1929. Die Abhängigkeit der Spaltöffnungsreaktionen von der Wasserbilanz. — Planta *8*: 287–340.

— 1935. Der Einfluss der Durchforstung auf die Funktion der Nadeln und auf die Ausbildung der Baumkrone bei der Fichte. — Svenska Skogsvårdsfören. Tidskr. *1935*: 149–176.

Stange, B. 1892. Beziehungen zwischen Substratconcentration, Turgor und Wachsthum bei einigen phanerogamen Pflanzen. — Bot. Zeitung *50*: 253–259, etc.

Stephan, J. 1928 a. Untersuchungen über die Lichtwirkung bestimmter Spektralbezirke und bekannter Strahlungsintensitäten auf die Keimung und das Wachstum einiger Farne und Moose. — Planta *5*: 381–443.

—— 1928 b. Der Einfluss von Lichtqualität und -Quantität (einschliesslich Ultrarot) auf das Wachstum der Brutkörper von *Marchantia polymorpha*. — *Ibid. 6*: 510–518.

—— 1929. Entwicklungsphysiologische Untersuchungen an einigen Farnen. I. — Jahrb. wiss. Bot. *70*: 707–742.

Stewart, W. S. & Went, F. W. 1940. Light stability of auxin in *Avena* coleoptiles. — Bot. Gaz. *101*: 706–714.

Stoll, K. 1936. Über den Einfluss des Lichtes auf die Apothecienbildung von *Ascophanus carneus* Pers. — Zentralbl. Bakt., Abt. 2, *93*: 296–298.

Suomalainen, E. 1933. Über den Einfluss äusserer Faktoren auf die Formbildung von *Draparnaldia glomerata* Agardh. — Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo *4* (5): 1–14. Helsinki.

Taylor, A. H. & Kerr, G. P. 1941. The distribution of energy in the visible spectrum of daylight. — Journ. Optical Soc. Amer. *31*: 3–8.

Teodoresco, E. C. 1899 a. Action indirecte de la lumière sur la tige et les feuilles. — Rev. gén. Bot. *11*: 369–397, 430–435.

—— 1899 b. Influence de l'acide carbonique sur la forme et la structure des plantes — *Ibid. 11:* 445–470.

—— 1899 c. Influence des différentes radiations lumineuses sur la forme et la structure des plantes. — Ann. Sci. Nat., Bot., Sér. 8, *10*: 141–263.

—— 1925. La volubilité à l'obscurité. — Rev. gén. Bot. *37*: 212–232, etc.

—— 1929. Observations sur la croissance des plantes aux lumières de diverses longueurs d'onde. — Ann. Sci. Nat., Bot., Sér. 10, *11*: 201–335.

Ternetz, Charlotte. 1912. Beiträge zur Morphologie und Physiologie der *Euglena gracilis* Klebs. — Jahrb. wiss. Bot. *51*: 435–514.

Thimann, K. V. & Schneider, C. L. 1938. The role of salts, hydrogen-ion concentration and agar in the response of the *Avena* coleoptile to auxins. — Amer. Journ. Bot. *25*: 270–280.

Thimann, K. V. & Skoog, F. 1934. On the inhibition of bud development and other functions of growth substance in *Vicia Faba*. — Proc. Roy. Soc. London, Ser. B, *114*: 317–339.

Thunmark, S. 1931. Der See Fiolen und seine Vegetation. — Acta Phytogeographica Suecica *2*: 1–198. Uppsala.

—— 1937. Über die regionale Limnologie von Südschweden. — Sveriges Geol. Undersökning, Årsbok *31* (C 410): 1–160.

Tobler, F. 1903. Ueber Eigenwachsthum der Zelle und Pflanzenform. — Jahrb. wiss. Bot. *39*: 527–580.

—— 1911. Zur Organisation des Thallus von *Codium tomentosum*. — Flora *103*: 78–87.

Trumpf, C. 1924 a. Ueber den Einfluss intermittierender Belichtung auf das Etiolement der Pflanzen. — Bot. Arch. *5*: 381–410.

—— 1924 b. Ueber das Wachstum von *Phaseolus*-Keimlingen im Press-Saft normaler und etiolierter Pflanzen. — *Ibid. 5*: 410–412.

Tumanow, J. J. 1927. Ungenügende Wasserversorgung und das Welken der Pflanzen als Mittel zur Erhöhung ihrer Dürreresistenz. — Planta *3*: 391–480.

Ulbrich, E. 1926. Bildungsabweichungen bei Hutpilzen. — Verhandl. Bot. Ver. Prov. Brandenburg *68*: 1–104.

Umrath, K. 1937. Der Erregungsvorgang bei höheren Pflanzen. — Ergebn. Biol. *14*: 1–142.

Vesque, J. 1883. Sur les causes et sur les limites des variations de structure des végétaux. — Ann. Agronom. *9*: 481–510.

Viehmann, H. 1938. Untersuchungen über die chemotropische Wirkung organischer Säuren. — Jahrb. wiss. Bot. *87*: 408–435. Auch: Diss., Frankfurt a. M.

Vines, S. H. 1878 a. The influence of light upon the growth of leaves. — Arb.bot. Inst. Würzburg *2*: 114–132.

—— 1878 b. The influence of light upon the growth of unicellular organs. — *Ibid.* *2*: 133–147.

—— 1889. On epinasty and hyponasty. — Ann. Bot. *3*: 415–437.

Vöchting, H. 1891. Ueber die Abhängigkeit des Laubblattes von seiner Assimilationsthätigkeit. — Bot. Zeitung *49*: 113–125, 129–143.

—— 1893. Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüthen. — Jahrb. wiss. Bot. *25*: 149–208.

Vogt, C. 1898. Ueber Abhängigkeit des Laubblattes von seiner Assimilationsthätigkeit. — Diss., Erlangen. 47 S.

Vogt, E. 1915. Über den Einfluss des Lichts auf das Wachstum der Koleoptile von *Avena sativa*. Zeitschr. Bot. *7*: 193–270.

Voth, P. D. & Hamner, K. C. 1940. Responses of *Marchantia polymorpha* to nutrient supply and photoperiod. — Bot. Gaz. *102*: 169–205.

Vouk, V. & Benzinger, F. 1928. Some preliminary experiments on physiology of Charophyta. — Inst. Bot. Univ. Zagreb., Acta Bot. *4*: 1–13.

Walter, H. 1926. Die Anpassungen der Pflanzen an Wassermangel. Das Xerophytenproblem in kausal-physiologischer Betrachtung. 115 S. Freising-München.

—— 1931. Die Hydratur der Pflanze und ihre physiologisch-ökologische Bedeutung. 174 S. Jena.

Wann, F. B. 1925. Some of the factors involved in the sexual reproduction of *Marchantia polymorpha*. — Amer. Journ. Bot. *12*: 307–318.

Went, F. W. 1927. Wuchsstoff und Wachstum. — Diss., Utrecht. Auch: Rec. trav. bot. néerl. *25*: 1–116, 1928.

— 1941. Effects of light on stem and leaf growth. — Amer. Journ. Bot. *28*: 83–95.

Wiesner, J. 1879–82. Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche. I–II. — Denkschr. K. Akad. Wiss. Wien, Math.-nat. Kl., *39*: 143–209, 1879, *43*: 1–92, 1882.

- 1891. Formänderungen von Pflanzen bei Cultur im absolut feuchten Raume und im Dunkeln. — Ber. deutsch. bot. Ges. *9*: 46–53.

- 1892. Ueber die Auflösung der Blattrosetten von *Plantago*-Arten bei unterirdischer Kultur. — Forsch. Gebiet. Agrikultur-Physik *15*: 433–435.

—— 1907. Der Lichtgenuss der Pflanzen. 322 S. Leipzig.

Withrow, R. B. 1941. Response of seedlings to various wavebands of low intensity irradiation. — Plant Physiol. *16*: 241–256.

Wollny, W. 1898. Untersuchungen über den Einfluss der Luftfeuchtigkeit auf das Wachsthum der Pflanzen. — Forsch. Gebiet. Agrikultur-Physik *20*: 397–437. Auch: Diss., Halle-Wittenberg.

WUHRMANN, K. 1937. Der Einfluss von Neutralsalzen auf das Streckungswachstum der *Avena*-Koleoptile. — Protoplasma *29*: 361–393.

WUHRMANN-MEYER, K. & M. 1939. Über Bau und Entwicklung der Zellwände in der *Avena*-Koleoptile. — Jahrb. wiss. Bot. *87*: 642–678.

ZIMMERMAN, P. W. & HITCHCOCK, A. E. 1936. Effect of light and dark on responses of plants to growth substances. — Contr. Boyce Thompson Inst. *8*: 217–231.

SYMBOLAE BOTANICAE UPSALIENSES:

VOL. I. (N:r 1—5.)

1. H. G. Bruun, Cytological Studies in Primula. Uppsala 1932. Pris 12 kr.
2. Ragnhild Grundell, Zur Anatomie von Myrothamnus flabellifolia Welw. Uppsala 1933. Pris 1: 50 kr.
3. J. A. Nannfeldt, Poa rigens Hartm. versus Poa arctica R. Br. Uppsala 1934. Pris 2 kr.
4. Sven Junell, Zur Gynäceummorphologie und Systematik der Verbenaceen und Labiaten nebst Bemerkungen über ihre Samenentwicklung. Uppsala 1934. Pris 12 kr.
5. J. A. Nannfeldt, Taxonomical and Plant-geographical Studies in the Poa laxa Group. A Contribution to the History of the North European Mountain Floras. Uppsala 1935. Pris 6 kr.

VOL. II.

1. H. O. Juel, Joachim Burser's Hortus siccus. Uppsala 1936. Pris 10 kr.
2. Nils Svedelius, The Apomeiotic Tetrad Division in Lomentaria rosea in Comparison with the Normal Development in Lomentaria clavellosa. Uppsala 1937. Pris 3 kr.
3. G. B. E. Hasselberg, Zur Morphologie des vegetativen Sprosses der Loganiaceen. Uppsala 1937. Pris 9 kr.
4. George F. Papenfuss, The Structure and Reproduction of Claudea multifida, Vanvoorstia spectabilis, and Vanvoorstia coccinea. Uppsala 1937. Pris 4 kr.

VOL. III.

1. Gunnar Lohammar, Wasserchemie und höhere Vegetation schwedischer Seen. Uppsala 1938. Pris 15 kr.
2. Nils Fries, Über die Bedeutung von Wuchsstoffen für das Wachstum verschiedener Pilze. Uppsala 1938. Pris 10 kr.
3. Daniel Lihnell, Untersuchungen über die Mykorrhizen und die Wurzelpilze von Juniperus communis. Uppsala 1939. Pris 7 kr.

VOL. IV.

1. Nils Fries, Researches into the Multipolar Sexuality of Cyathus striatus Pers. Uppsala 1940. Pris 3 kr.
2. Ewert Åberg, The Taxonomy and Phylogeny of Hordeum L. sect. Cerealia Ands. with special reference to Thibetan Barleys. Uppsala 1940. Pris 9 kr.
3. George F. Papenfuss, A Revision of the South African Marine Algae in Herbarium Thunberg. Uppsala 1940. Pris 2 kr.
4. J. A. Nannfeldt, On the Polymorphy of Poa arctica R. Br., with Special Reference to its Scandinavian Forms. Uppsala 1940. Pris 6 kr.
5. Börje Åberg, Växtodling i artificiellt ljus (konstljuskultur) med särskild hänsyn till tomat. (Pflanzenkultur bei künstlichem Licht [Kunstlichtkultur] mit besondrer Berücksichtigung der Tomate.) Uppsala 1941. Pris 6 kr.

VOL. V.

1. Oskar Modess, Zur Kenntnis der Mykorrhizabildner von Kiefer und Fichte. Uppsala 1941. Pris 7 kr.
2. Daniel Lihnell, Cenococcum graniforme als Mykorrhizabildner von Waldbäumen. Uppsala 1942. Pris 2 kr.

3. Börje Åberg und Wilhelm Rodhe, Über die Milieufaktoren in einigen südschwedischen Seen. Uppsala 1942. Pris 15 kr.
4. Daniel Lihnell, Tetramyxa rhizophaga Lihnell n. sp., ein Parasit in den Wurzeln von Juniperus communis L. Uppsala 1942. Pris 1: 50 kr.

VOL. VI.

1. Gunnar Israelson, The Freshwater Florideae of Sweden. Studies on their Taxonomy, Ecology, and Distribution. Uppsala 1942. Pris 7 kr.
2. Erik Björkman, Über die Bedingungen der Mykorrhizabildung bei Kiefer und Fichte. Uppsala 1942. Pris 10 kr.
3. Daniel Lihnell, Keimungsversuche mit Pyrolasamen. Uppsala 1942. Pris 3 kr.
4. Nils Fries, Untersuchungen über Sporenkeimung und Mycelentwicklung bodenbewohnender Hymenomyceten. Uppsala 1943. Pris 5 kr.

VOL. VII.

1. Nils Hylander, Die Grassameneinkömmlinge schwedischer Parke mit besonderer Berücksichtigung der Hieracia silvaticiformia. Uppsala 1943. Pris 20 kr.
2. Nils Fries, Die Einwirkung von Adermin, Aneurin und Biotin auf das Wachstum einiger Ascomyceten. (Im Druck.)

VOL. VIII.

1. Börje Åberg, Physiologische und ökologische Studien über die pflanzliche Photomorphose. Uppsala 1943. Pris 10 kr.

Pris 10 kr.

Uppsala 1943. Almqvist & Wiksells Boktryckeri A.-B. 43572